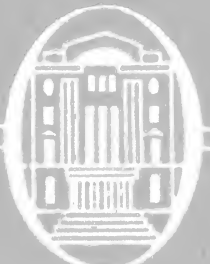
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 70

3

МАРТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 70 (1985) № 3

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев *(зам. главного редактора)*, М. М. Голлербах, Т. И. Капралова *(отв. секретарь)*, Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин *(зам. главного редактора)*, Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян *(главный редактор)*, Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов *(зам. главного редактора)*, М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov *(Associate Editor)*, An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova *(Secretary)*, E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin *(Associate Editor)*, T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan *(Editor-in-Chief)*, H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev *(Associate Editor)*, M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevish, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrichvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры ***Т. А. Бравая*** и ***И. А. Корзинина***

Сдано в набор 10.12.84. Подписано к печати 15.03.85. М-27789. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.3.
Усл. кр.-отт. 13.83. Уч.-изд. л. 15.3. Тираж 2367. Тип. зак. 2166

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.331.2 : 537.533.35 : 581.4 : 582.572.2

М. В. Баранова

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПАЛИНОДЕРМЫ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН РОДА *LILIUM* (*LILIACEAE*)

M. V. BARANOVA. PALYNODERM ULTRASTRUCTURE AND MORPHOLOGICAL TYPES OF POLLEN GRAINS IN THE GENUS *LILIUM* (*LILIACEAE*)

Проведено сравнительное изучение морфологии пыльцы 17 видов рода *Lilium* из различных секций с помощью светового, сканирующего электронного и трансмиссионного микроскопов. Составлена палинологическая характеристика рода *Lilium*. Выделены три морфологических типа пыльцевых зерен в роде *Lilium*: I тип — Martagon, II тип — Callosa, III тип — Concolor. Установлено, что пыльцевые зерна различаются по комплексу морфологических признаков. Основным признаком типа является строение стенки ячеи экзины — форма, число и расположение головок столбиков относительно друг друга. Установлено, что признаки строения пыльцевого зерна могут служить дополнительными признаками как для диагностики вида, так и для внутриродовых подразделений. Различия в размерах пыльцевых зерен у разных видов незначительны, однако можно отметить некоторую связь между размером пыльцевого зерна и условиями произрастания вида: виды более мезофитных условий произрастания чаще имеют более крупные пыльцевые зерна.

Работа посвящена исследованию ультраструктуры оболочки пыльцевых зерен представителей рода *Lilium* L. Проведены сравнительное изучение морфологии пыльцы видов рода из различных секций и определение таксономической ценности палинологических признаков в роде *Lilium*.

Материалы и методика

Мы изучали пыльцу 17 видов рода *Lilium* из разных секций. Материалом послужили пыльцевые зерна, взятые с живых растений коллекции лилейных Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Растения коллекции собраны в местах их естественного произрастания или выращены из семян, полученных из ботанических садов; пыльца двух видов — *Lilium catesbaei* и *L. polyphyllum* — взята с гербарных экземпляров (K), (LE).

Исследования проводили с помощью светового, сканирующего электронного микроскопов и с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (СМ, СЭМ, ТЭМ). Для изучения поверхности пыльцы в СМ материал был обработан по методу G. Erdtman (1943); при изучении поверхности в СЭМ исследовали неацетолизированные пыльцевые зерна. Изучение на ТЭМ (Tesla-BS-500) выполняли с двойной глютар-осмиевой фиксацией и последующим заключением в эпоновые смолы.

Электронные микрографии выполняли в СЭМ (Jeol TSM-35C) в лаборатории палеоботаники Отдела высших растений БИНа. В подготовке препаратов и микрографий большую помощь оказали В. Н. Косенко, а также Н. И. Габараева, за что автор выражает им искреннюю благодарность. Большую благодарность автор приносит Л. А. Куприяновой за ценные консультации и помощь в работе.

Пыльцевые зерна некоторых видов — *L. candidum*, *L. longiflorum*, *L. henryi* — неоднократно использовались как удобные объекты для решения различных вопросов палинологии (Heslop-Harrison, 1968a, b; Heslop-Harrison,

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1985 г.

Dickinson, 1969; Dickinson, Heslop-Harrison, 1971; Brooks, Shaw, 1968; Резникова, 1975, 1981, и др.). Несколько работ посвящено морфологическому изучению пыльцевых зерен отдельных видов рода *Lilium*.

Первые сведения по морфологии пыльцевых зерен рода *Lilium* имеются в работах Л. А. Куприяновой (1948) и Erdtman (1952, 1966). В 1973 г. M. Shimakura дал краткое описание и микрофотографии пыльцевых зерен четырех видов рода *Lilium*, произрастающих в Японии, — *L. auratum* Lindl., *L. maculatum* Thunb., *L. leichtlinii* Hook. f. var. *maximowiczii* Baker, *L. medeoloides* A. Gray. В большой работе, посвященной изучению морфологии пыльцы представителей сем. *Liliaceae*, D. Radulescu (1972—1973) привела подробное описание пыльцы пяти видов — *L. martagon* L., *L. jankae* A. Kern., *L. candidum* L., *L. regale* Wils., *L. tigrinum* Ker-Gawl. Пыльцевые зерна 14 видов подробно исследовал W. Schulze (1980). Он отметил сегментное строение стенок ячей экзины и различную степень связи друг с другом головчатых столбиков. В перечисленных работах и ряде других пыльцу изучали только с помощью СМ. Детальное описание морфологии пыльцевых зерен четырех видов (*L. martagon*, *L. candidum*, *L. kesselringianum* Miscz., *L. pilosiusculum* (Freyn) Miscz.) дает Куприянова в большой сводке, посвященной спорам папоротникообразных и пыльце голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР (Бобров и др., 1983). В ней приведены данные изучения пыльцы в СМ и СЭМ и даны микрографии ее поверхности.

Результаты исследования

Настоящая работа — итог впервые проведенного сравнительно-морфологического изучения пыльцевых зерен видов рода *Lilium* с помощью электронной микроскопии. Описание пыльцы изученных видов дано в табл. 1. На основе сравнительного изучения морфологии пыльцы этих видов и литературных данных составлена палинологическая характеристика рода.

Род *Lilium*. Пыльцевые зерна дистально-одно-бороздные, билатерально-симметричные, лодочковидные, в очертании с полюса эллиптические. Проксимальная сторона несколько сужена вдоль центральной части, образуя закругленный или заостренный киль. Пыльца видов рода *Lilium* имеет очень крупные размеры — большой экваториальный диаметр у разных видов достигает 61—120, а малый — 43—95 мкм. Борозда широкая или узкая, в средней части сжатая или открытая; бороздная мембрана гладкая или в разной степени бугорчатая. Экзина 1.7—3.4 мкм толщиной; скульптура сетчатая. Наиболее крупные ячеи расположены на проксимальной стороне пыльцевого зерна, в средней части.[1] У борозды и на концах зерен ячеи сетки у большинства видов значительно мельче. В зависимости от вида размер и форма ячей различные. Стенки ячей замкнутые или прерывистые. Экзина пыльцевых зерен лилий представлена столбиковой эктэкзиной, состоящей из тонкого подстилающего слоя, головчатых столбиков, и тонкой ламеллятной эндэкзиной (рис. 1; табл. II, *5*). Форма головок столбиков, их число и расположение относительно друг друга формируют определенное строение стенок экзины. Головки могут быть прижаты друг к другу, соприкасаться или быть расставлены. Диаметр головок столбиков у разных видов составляет 0.8—3.4 мкм. В углах ячей головки обычно крупнее. Число головок в стенке ячеи в зависимости от вида — от 6 до 50.

Виды рода *Lilium* характеризуются значительным разнообразием окраски пыльцевых зерен — желтые, охряные, оранжевые, киноварно-красные, бурые, темно-коричневые и др. Окраску пыльцы определяет наличие трифины — слоя, покрывающего снаружи пыльцевые зерна. Трифина располагается на поверхности зерна и в промежутках между головками столбиков в виде кусочков разных размеров. Наличие трифины обеспечивает липкость пыльцы; она характерна для насекомоопыляемых растений, каковыми в подавляющем большинстве являются лилии.

---

[1] Для сравнительной характеристики пыльцевых зерен все замеры ячей сетки проводили в средней части проксимальной стороны зерна.

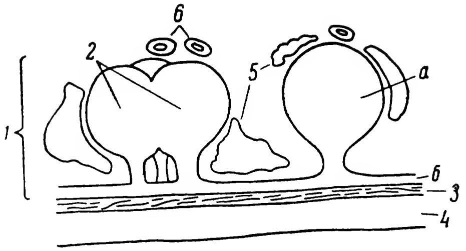
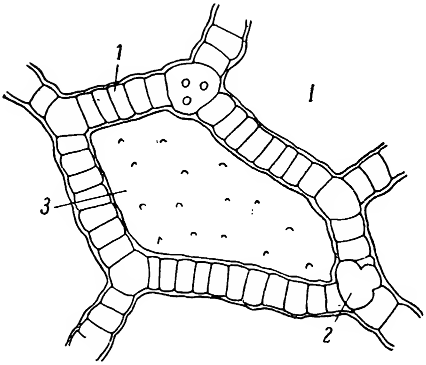
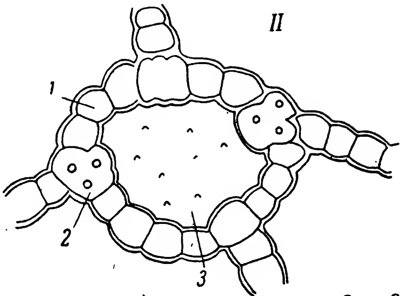


Рис.1





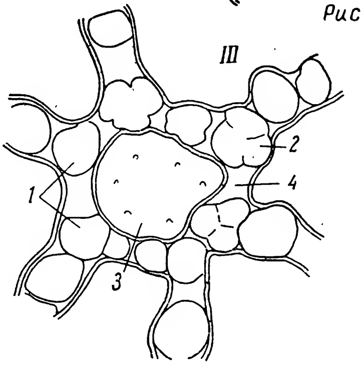


Рис.2

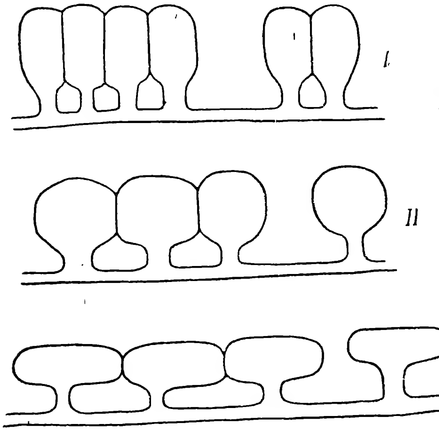


Рис.3

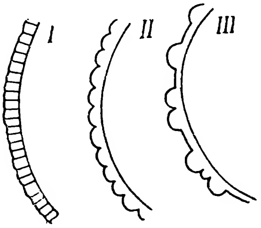


Рис.4

Рис. 1. Строение оболочки пыльцевого зерна видов рода *Lilium* (по данным ТЭМ; схема).

1 — столбиковая эктэкзина (*а* — головка столбика, *б* — подстилающий слой), *2* — слившиеся головки трех столбиков, *3* — ламеллятная эндэкзина, *4* — интина, *5* — трифина, *6* — орбикулы.

Рис. 2. Типы строения стенок ячей экзины пыльцевых зерен видов рода *Lilium* (схема).

I — ячея I типа, *II* — то же у II типа, *III* — то же у III типа. *1* — головки столбиков, составляющих стенку ячеи; *2* — проекции столбиков (видны в СМ); *3* — просвет ячеи; *4* — места соприкосновения удлиненных головок столбиков.

Рис. 3. Головки столбиков на продольном срезе экзины пыльцевых зерен видов рода *Lilium* (схема).

I — головки столбиков пыльцевых зерен I типа, *II* — то же у II типа, *III* — то же у III типа.

Рис. 4. Очертания по краю пыльцевых зерен видов рода *Lilium* (схема).

I — гладкое, *II* — городчатое, *III* — прерывисто-городчатое.

ТАБЛИ

Морфологическая характеристика пыльцевых

Вид	Приз						
	форма п. з. *	б. э. д., мкм	м. э. д., мкм	Форма борозды	бороздная мембрана	толщина экзины, мкм	диаметр ячеи, мкм
L. candidum L.	Лодочковидная	82.8—91	51—59.1	Узкая, открытая, сжатая в средней части, на концах закругленная	Гладкая	2—3.4	10.8—17
L. martagon L.	Широколодочковидная	72.3—87.7 (90)	42.3—58.6 (64)	Узкая, сжатая, на концах открытая	Слабобугорчатая	2.5—3.4	6.8—8.5
L. hansonii Leichtl. ex D. T. Moore	То же	82.8—90	43.2—50	То же	Гладкая	1.8—2.5	8.5—10.2
L. pensylvanicum Ker-Gawl.	Лодочковидная с округленными концами	82.8—96	46.8—57.6	Широкая, открытая, в средней части едва сжатая	Слобобугорчатая	1.7	7.2—10.2
L. catesbaei Walter	Широколодочковидная	98—102	57—64	То же	Бугорчатая	1.7—2.5	8.5—10.2
L. pumilum Delile	Лодочковидная	54—61.2	25—35 (39.6)	Узкая, сжата в средней части, на концах открытая и закругленная	»	1.7—2.5	5.1 (6.7)
L. polyphyllum D. Don	»	86—98	54—57.6	Широкая, в средней части едва сжатая	»	2.5	5.1—6.8
L. henryi Baker	Лодочковидная с внезапно заостренными концами	72—82.8	32.4—43.2	Узкая, на концах едва открытая и закругленная	Гладкая	1.7	5.1
L. callosum Siebold et Zucc.	Лодочковидная, один конец сильнее заострен	72—86.4	43.2—46.8	Широкая	Мелкобугорчатая	2.5	5.1—6.8
L. nepalense D. Don	То же	(72) 79—90	36—43.2 (57.6)	Узкая, в средней части едва сжатая	Слабобугорчатая	3.4	5.1—6.8
L. ledebourii (Baker) Boiss	Лодочковидная, на концах внезапно заостренная	86—98	46.8—54	Широкая, в средней части едва сжатая	То же	2.5	5.1—6.8
L. regale Wils.	Широколодочковидная	57—68.4	39—43.2	Узкая, открытая	Гладкая	2.5—3.4	5.1—8.5
L. concolor Salisb.	Широколодочковидная, один конец внезапно заострен	70—73.6	39.4—43.2	Широкая, открытая	Гребневиднобугорчатая	1.7	1.7—2.5
L. rubescens S. Wats.	Широколодочковидная	72—79.2	39—46.8	Широкая, слегка сжатая в середине	Крупнобугорчатая	1.7—2.5	1.7—2.5

* п. з. — пыльцевое зерно; б. э. д., м. э. д. — большой и малый экваториальные диам

ЦА 1

зерен видов рода *LILIUM*

наки					Исследованные образцы	Эколого-географическая характеристика
ширина стенки ячеи, мкм	дно ячеи	диаметр головки, мкм	число головок, окружающих ячею	окраска живых п. з.		
1—1.7	Крупнобугорчатое	1.7	40—50	Желтая	БИН АН СССР, 1982, № 2491, 1416	Горные склоны, среди кустарников и трав; Западное Средиземноморье
2.5—3.4	Бугорчатое	1.7—2.5	20—30	Бурая	БИН АН СССР, 1982, № 901	Леса, опушки, высокотравье; евразиатский континентальный вид
2.5—3.4	Крупнобугорчатое	1.7—2.5	30—40	»	БИН АН СССР, 1982, ж-61	Леса, опушки, склоны гор; о. Уллындо (эндемик)
1	Мелкобугорчатое	1.7	30—40	Оранжевая, кирпичная	БИН АН СССР, 1982, № 2734 (окр. г. Читы)	Опушки лесов, луга, горные склоны; Сибирь, Дальний Восток, восток МНР, КНР, Япония
2.5—3.4	То же	2.5	20—30	Желтая (этот признак отличается большой вариабельностью)	USA, Florida, 1894, A. H. Curtiss (K)	Низинные луга, полувысохшие болота; юго-восток США
0.8	Бугорчатое	0.8	20—30	Оранжевая	БИН АН СССР, 1979, № 1244 (окр. Улан-Удэ)	Сухие осыпи, склоны сопок, разнотравные степи; Сибирь, Дальний Восток, север МНР
1.7—2.5	Крупнобугорчатое	1—1.7	20—25	»	Гималаи, 1857 (LE)	В горах, от 1800 до 3600 м над ур. м., в сосново-пихтовых лесах; Западные Гималаи
0.8—1.7	То же	1—1.2	20—30	Охряная или коричневая	БИН АН СССР, 1982, ж-64	В горах от 1000 до 1200 м над ур. м., среди кустарников; Центральный Китай
1.7—2.5	Бугорчатое	1.7—2.5	15—20	Кирпично-красная	БИН АН СССР, 1982, ж-156 (Приморье)	Разнотравные луга, среди кустарников; южное Приморье, Северо-Восточный и Центральный Китай, о. Тайвань, п-ов Корея, Япония
2.5	Крупнобугорчатое	1.7—2.5	15—30	Коричневая	БИН АН СССР, 1977, ж-202	В горах, от 2000 до 2800 м над ур. м., среди бамбука и рододендронов; Гималаи
1.7—2.5	То же	1—1.7	10—20	Ярко-шарлаховая	БИН АН СССР, 1981, № 1918 (Закавказье, Лерик)	Широколиственные леса; Талышские горы, горы Эльбурс
1.7	Мелкобугорчатое	1.7—2.5 (3.4)	15—25	Желтая	БИН АН СССР, 1982, № 293	В горах, от 1000 до 1600 м над ур. м., Западный Китай
1.7	Слабобугорчатое	2.5—3.4	8—10	Ярко-оранжевая	БИН АН СССР, 1978, № 1332	Открытые сопки, песчаные холмы; Центральный Китай
1.7—2	То же	2.5	6—10	Желтая	БИН АН СССР, 1977, ж-130	В горах; США, западные склоны Берегового хребта

етры. Цифра с буквой «ж» означает образцы живых растений.

Вид	Приз						
	форма п. з. *	б. э. д., мкм	м. э. д., мкм	форма борозды	бороздная мембрана	толщина экзины, мкм	диаметр ячеи, мкм
L. pardalinum S. Wats.	Лодочковидная	79.2—96	46.8—57.6	Узкая, в средней части слегка сжатая	Крупнобугорчатая	2.5—3.4	1.7—3.4
L. szovitsianum Fisch. et Ave-Lall.	То же	98—102 (120)	54—57.4	Узкая, открытая	Мелкобугорчатая	2.5—3.4	5.1
L. pyrenaicum Gouan	»	72—75	43.2—45	Узкая, открытая, на концах едва расширена	Гребневидно-бугорчатая	2.5—3.4	3.4—5.1

На поверхности пыльцевых зерен видов рода *Lilium* (*L. ledebourii* Boiss., *L. callosum* Siebold et Zucc., *L. rubescens* S. Wats. и др.) видны многочисленные мелкие округлые образования — орбикулы. Среди пыльцевых зерен всегда присутствует некоторое число стерильных и деформированных пыльцевых зерен (следствие интродукции растений).

На основе сравнительного анализа ультраструктуры пыльцы изученных видов рода *Lilium* были установлены три морфологических типа пыльцевых зерен. Основным отличительным признаком каждого типа явилось строение стенки ячеи экзины — форма и расположение головок столбиков относительно друг друга (рис. 2, 3). Каждый тип строения стенки ячеи дает характерное очертание по краю пыльцевого зерна (рис. 4).

Наряду с особенностями строения стенок ячей экзины каждый морфологический тип пыльцевых зерен характеризуется более или менее определенным числом головок столбиков в стенке, окружающей одну ячею на проксимальной стороне пыльцевого зерна. Это число у разных видов составляет от 6 до 50 и более. Отмечена также некоторая зависимость между типом строения стенки ячеи и размером ячеи.

Основные морфологические типы пыльцевых зерен рода *Lilium* (табл. 2). Типы названы по названию видов, пыльцевые зерна которых наиболее четко характеризуют каждый тип: I тип — *L. martagon* — тип Martagon, II — *L. callosum* — тип Callosa, III — *L. concolor* — тип Concolor.

I тип — Martagon. Стенки ячей пыльцевого зерна состоят из плотно прижатых друг к другу прямоугольных (в проекции сверху) небольших головок,

ТАБЛИЦА 2

Морфологические типы пыльцевых зерен видов рода *Lilium*

Особенность	Тип Martagon		Тип Callosa	Тип Concolor
Расположение головок столбиков в стенках ячей экзины и их форма (в проекции сверху)	Плотносжатые, прямоугольные		Сближенные, округлые	Расставленные, округлые, многоугольные
Очертание пыльцевого зерна по краю	Гладкое		Городчатое	Прерывисто-городчатое
Среднее число головок, образующих стенку ячеи	Подтип А 30—50	Подтип Б 20—30	15—30	6—15
Средний диаметр ячей, мкм	6.8—10.5 (17) Крупноячеистые	5—6.7 Среднеячеистые	5.1—6.7 Среднеячеистые	1.7—5 Мелкоячеистые

наки					Исследованные образцы	Эколого-географическая характеристика
ширина стенки ячеи, мкм	дно ячеи	диаметр головки, мкм	число головок, окружающих ячею	окраска живых п. з.		
1.7	Бугорчатое	0.8—1.7	10—15	Бурая	БИН АН СССР, 1981, № 1665	Леса; США, западные склоны Берегового хребта
1.7—2.5	Гладкое	2.5 (3.4)	8—15	Ярко-оранжевая	БИН АН СССР, 1980, № 1261 (Закавказье)	Леса среднего горного пояса, 600—2200 м над ур. м.; Закавказье
1.7—2.5	Крупнобугорчатое	1—2.5	8—16	Шарлаховая	БИН АН СССР, 1982, № 1049	Склоны гор, от 500 до 1600 м над ур. м.; северная Испания

более или менее одинаковых по размеру (рис. 2, *1*; табл. I, *2*; табл. III, *1*, *2*). На продольном срезе экзины головки обычно вытянуты в радиальном направлении (рис. 3, *1*). В очертании по краю пыльцевые зерна гладкие (рис. 4, *1*). В стенке ячеи насчитывается от 20 до 50 головчатых столбиков. Диаметр ячей достигает 17 мкм. Однако наряду с крупноячеистыми пыльцевыми зернами среди видов I типа есть виды *L. pumilum*, *L. henryi* и др., ячеи экзины которых не превышают 5—6 мкм в диам. В этой связи в пределах I типа выделены два подтипа по размеру ячей экзины: А — крупноячеистые, Б — среднеячеистые.

Виды с пыльцевыми зернами I типа.

Подтип А: — *L. candidum*, *L. martagon*, *L. hansonii*, *L. pensylvanicum*, *L. catesbaei*; подтип Б: *L. pumilum*, *L. henryi*, *L. polyphyllum*.

II тип — Callosa. Стенки ячей пыльцевого зерна образованы соприкасающимися округлыми, более крупными, чем у I типа, головками столбиков, одинаковыми по размеру (рис. 2, *II*; табл. II, *1*, *2*; табл. III, *3*, *4*). На продольном срезе экзины головки столбиков округлые (рис. 3, *II*). В очертании по краю пыльцевые зерна городчатые (рис. 4, *II*). В стенке ячеи насчитывается от 15 до 30 головчатых столбиков. Пыльцевые зерна II типа имеют ячеи среднего размера (5.1—6.7 мкм в диам.).

Виды с пыльцевыми зернами II типа: *L. callosum*, *L. nepalense*, *L. regale*, *L. ledebourii*.

III тип — Concolor. Стенки ячей образованы соприкасающимися головками, однако форма головок иная. Они вытянуты в тангентальном направлении, что видно на продольном срезе экзины (рис. 3, *III*; табл. II, *5*). В проекции сверху округлые или многоугольные головки столбиков выглядят расставленными (рис. 2, *III*; табл. II, *3*, *4*; табл. IV). В очертании по краю пыльцевые зерна прерывисто-городчатые (рис. 4, *III*). Стенку ячей составляют от 6 до 15 головчатых столбиков. По размеру ячей пыльцевые зерна III типа можно назвать мелкоячеистыми — диаметр ячей экзины обычно не превышает 5 мкм.

Виды с пыльцевыми зернами III типа: *L. concolor*, *L. rubescens*, *L. pardalinum*, *L. szovitsianum*, *L. kesselringianum*, *L. pyrenaicum*.

Заключение

Сравнительное палиноморфологическое изучение видов рода *Lilium* и анализ групп видов каждого морфологического типа пыльцевых зерен позволили выявить следующие особенности.

1. Пыльцевые зерна видов рода *Lilium* различаются по комплексу морфологических признаков. Среди них форма пыльцевого зерна и борозды, скульптура оболочки, форма и размер ячей, толщина экзины, диаметр головок столбиков и т. д.

2. Близкие виды, входящие в одну секцию рода, обычно имеют пыльцевые зерна одного морфологического типа. Примерами могут служить *L. martagon* и *L. hansonii* из секции *Martagon* Duby, *L. pensylvanicum*, *L. catsbaei* и *L. maculatum* из секции *Pseudolirium* (Endl.) Wils., *L. szovitsianum*, *L. kesselringianum*

из секции *Liriotypus* Aschers. et Graebn. и др. Вместе с тем один морфологический тип пыльцевого зерна может характеризовать несколько секций рода. Например, I тип пыльцевых зерен характерен для видов секций *Martagon*, *Lilium*, *Pseudolirium* и т. д.

3. У видов неясного родства особенности строения оболочки пыльцы помогают в решении вопроса об их родственных связях. Так, отличия в структуре оболочки пыльцы *L. candidum* от других видов секции *Liriotypus* подтвердили справедливость выделения этого вида в монотипную секцию *Lilium* (Баранова, 1971). Сходство строения пыльцы *L. callosum* и *L. nepalense* дало дополнительный материал для подтверждения определенной близости этих видов, что было отмечено ранее при изучении их вегетативных и репродуктивных органов.

4. Различия в размерах пыльцевых зерен разных видов незначительны. Тем не менее среди них можно выделить наиболее крупные, большой экваториальный диаметр которых достигает 100 и даже 120 мкм (*L. martagon*, *L. hansonii*, *L. kesselringianum* и др.), и наиболее мелкие — 61—73 мкм (*L. pumilum*, *L. concolor* и др.). Размер пыльцевых зерен не связан с определенным морфологическим типом пыльцы. Можно отметить некоторую связь между размером пыльцевого зерна и условиями произрастания вида. Среди исследованных видов рода виды более мезофитных условий произрастания чаще имеют более крупные пыльцевые зерна по сравнению с видами более ксерофитных местообитаний.

Итак, особенности морфологического строения пыльцевых зерен существенно дополняют характеристику видов рода *Lilium* и характеристику рода в целом и могут служить дополнительным таксономическим признаком для внутриродовых подразделений. Принимая во внимание, что род *Lilium* является типовым родом сем. *Liliaceae*, проведенные палинологические исследования могут быть использованы в дальнейшей работе по систематике семейства.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова М. В. К систематике рода *Lilium L.* — Нов. сист. высш. раст., 1971, т. 8, с. 89—95. — *Бобров А. Е., Куприянова Л. А., Литвинцева М. В., Тарасевич В. Ф.* Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР. Л.: Наука, 1983. 206 с. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1948, сер. 1, вып. 7, с. 163—262. — *Резникова С. А.* Закономерности клеточной дифференцировки при микроспоро- и гаметогенезе (на примере *Lilium candidum*): Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. М., 1975. 46 с. — *Резникова С. А., Виллемсе М. Т. М.* Формирование спорополлленинсодержащих структур в пыльниках лилий. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1155—1165. — *Brooks J., Shaw G.* The post-tetrad ontogeny of the pollen wall and the chemical structure of the sporopollenin of *Lilium henryi.* — Grana palynol., 1968, vol. 8, N 2—3, p. 227—234. — *Dickinson H. G., Heslop-Harrison J.* The mode of the growth of the inner layer of the pollen-grain exine in *Lilium.* — Cytobios, 1971, vol. 4, p. 25—33. — *Erdtman G.* An introduction to pollen analysis. Uppsala: Waltham, Mass. USA, 1943. 239 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Waltham, Mass. USA, 1952. 539 p. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. New York—London: Waltham, Mass. USA, 1966. 553 p. — *Heslop-Harrison J.* Tapetal origin of pollen coat materials in *Lilium longiflorum.* — New Phytol., 1968a, vol. 67, N 4, p. 779—786. — *Heslop-Harrison J.* Wall development within the microspore tetrad of *Lilium longiflorum.* — Canad. J. Bot., 1968b, vol. 46, N 10, p. 1185—1192. — *Heslop-Harrison J., Dickinson H. G.* Time relationships of sporopollenin synthesis-associated with tapetum and microspores in *Lilium.* — Planta (Berl.), 1969, vol. 84, N 3, p. 199—214. — *Radulescu D.* Recherches morpho-palynologiques sur la famille *Liliaceae.* — Acta Bot. Hort. Bucurust., 1972—1973, p. 133—192. — *Schulze W.* Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. VI. Der Umfang der *Liliaceae.* — Wiss. Ztschr. Friedrich-Schiller-Univ. Jena, Math. — Naturwiss. R., 1980, Jg 29, Hf 4, p. 607—636. — *Shimakura M.* Palynomorphs of japonese plants. — Spec. Pub. Osaka Mus. Nat. Hist., 1973, vol. 5, p. 1—60.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 IV 1984.

SUMMARY

A comparative study of pollen morphology in 17 species of the genus *Lilium* from different sections has been performed with light, scanning and transmission electron microscopes. Palynological characteristics of the genus *Lilium* are compiled, three morphological types of pollen grains being established in the genus *Lilium.* Pollen grains have been found to differ in the complex of morphological characters. The main character of the given type is the structure of the exine alveole wall — the form, number and arrangement of bacula heads. It has been shown, that the characters of pollen grain structure may serve additional characters both for species diagnosic and for intraspecific subdivisions.

УДК 551.586.588 : 581.132

К. И. Кобак, Н. Ю. Кондрашева

АНТРОПОГЕННЫЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЛЕСНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ И РОЛЬ ЭТИХ ВОЗДЕЙСТВИЙ В ГЛОБАЛЬНОМ УГЛЕРОДНОМ ЦИКЛЕ

K. I. KOBAK, N. Yu. KONDRASHEVA. ANTHROPOGENIC IMPACT ON FOREST ECOSYSTEMS AND ITS ROLE IN GLOBAL CARBON CYCLE

Ежегодное увеличение концентрации углекислого газа в атмосфере и нарушение планетарного углеродного баланса связаны с двумя аспектами деятельности человека — усилением сжигания ископаемого топлива и деструкцией лесов. Оцениваются изменения биомассы лесов, связанные с вырубкой, и характер функционирования лесных экосистем разных зон в течение последнего столетия.

Рост концентрации атмосферного углекислого газа, ежегодно фиксируемый с конца 50-х годов XX в. на станциях мониторинга CO_2, свидетельствует о постоянном увеличении содержания этого газа в атмосфере и нарушении планетарного углеродного баланса. В настоящий момент не вызывает сомнений, что эти нарушения связаны прежде всего с двумя аспектами деятельности человека — усилением сжигания ископаемого топлива, в результате чего в атмосферу поступает $\sim 5 \cdot 10^{15}$ г С/год (Revelle, 1982), и деструкцией лесов, роль которой вызывает много дискуссий.

Поскольку в лесах сосредоточено более 90 % всего углерода наземных экосистем, существенные изменения в их биомассе должны отразиться на глобальном углеродном цикле. В данной работе делается попытка оценить изменения биомассы лесов, связанные с непосредственным воздействием на них — с вырубкой, в течение последнего столетия. Очевидно, вырубка лесов, диктуемая потребностями человека в древесине и расчистке лесных площадей для сельскохозяйственных угодий, началась несколько тысячелетий назад и за это время наземными резервуарами было потеряно $(800-900) \cdot 10^{15}$ г органического углерода, в том числе $350 \cdot 10^{15}$ г С наземной фитомассы (Olson e. a., 1978; Горшков и др., 1980), который поступил в атмосферу и океан в виде CO_2. Таким образом, если считать, что запас углерода в лесах умеренной зоны равен 100 т/га, то было вырублено $\sim 3.5 \cdot 10^9$ га лесов. Достаточно сложно оценить временной характер изменений лесных площадей, но естественно представить себе, что с ростом населения, а затем и развитием промышленности темп вырубки лесов нарастал. Лесозаготовки, пожары, замена лесных площадей сельскохозяйственными привели к значительной деструкции прежде всего в лесах умеренной зоны. В европейских странах к началу XX в. сохранилось 5—30 % первоначальной площади, занятой лесами (Воробьев и др., 1976), лишь в северных районах Финляндии и Норвегии уцелели неосвоенные леса (в основном из-за экономической невыгодности маломерной древесины). Сильно пострадали от рубок и леса умеренной зоны США, в результате чего бо́льшая часть девственных лесов была истреблена за несколько десятилетий XVIII—XIX вв. В районах Новой Англии вырубка началась до 1700 г. и в увеличивающемся темпе продолжалась до 1825—1900 гг. (Loucks, 1980). В 1890 г. биомасса лесов достигла минимума и даже через 80 лет после длительного периода лесовосстановления составляла лишь половину той величины, которая характеризовала леса в 1600 г. (Harris e. a., 1973). В юго-восточных районах США в середине XVIII в.

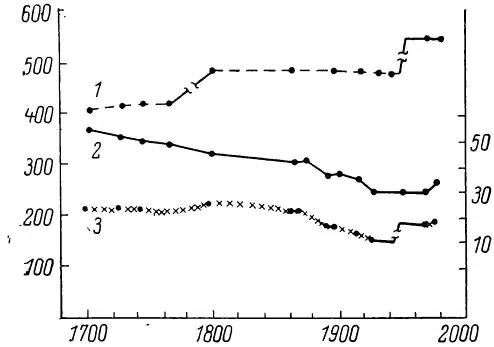


Рис. 1. Изменение площади лесов и лесистости на территории европейской части СССР (по: Цветков, 1957).

1 — общая площадь европейской части (без Финляндии, Польши, Кавказа), 10^6 га; *2* — лесистость, %; *3* — площадь лесов, 10^6 га. *Точки* — данные в годы инвентаризаций. *По оси абсцисс* — годы; *по осям ординат: слева* — площадь, 10^6 га; *справа* — лесистость, %.

лесной фонд составлял ~90 % всей площади ($200 \cdot 10^6$ га), к середине XX в. девственные леса здесь почти полностью исчезли и их территории оказались занятыми либо вторичными лесами, либо сельскохозяйственными угодьями. Поскольку запас углерода и в агроэкосистемах, и во вторичных лесах значительно меньше, чем в первичных, изменение лесистости этих районов на 20 % сократило общее содержание углерода более чем в 3 раза (Loucks, 1980).

Интенсивные рубки на территории европейской части СССР начались в 60—70-х годах XIX в. На основании достаточно полных сведений об изменении лесного фонда Московии с конца XVII в. (Цветков, 1957) можно видеть, что с 1696 до 1861 г. колебания в размерах лесной площади были незначительны (рис. 1). Уменьшение же лесистости за это время (на ~10 %) явно обусловлено увеличением общей территории европейской части Российской империи за счет присоединения новых в основном малолесных земель: с 1700 по 1812 г. площадь Новороссийского региона увеличилась с $1.431 \cdot 10^6$ до $24.048 \cdot 10^6$, а лесостепного — на $5 \cdot 10^6$ га (с 1794 г.). До 1860 г. из-за вырубок весьма заметно менялась лишь лесистость центральных районов (Московская, Владимирская, Калужская, Рязанская, Ярославская, Костромская и другие губернии). За 150 лет лесистость здесь уменьшилась на 10—20 %, в других же районах изменения были менее значительны, а в северных районах их не было. В общем же расширение посевной площади и пастбищ на европейской территории России в XVIII—XIX вв. шло в значительной степени за счет освоения малолесных районов (главным образом распашки степей), чем трансформации лесных земель. Так, площадь лесов с конца XVII в. и до 1888 г. уменьшилась только на $30 \cdot 10^6$ га, а площадь пашни за это же время возросла на $130 \cdot 10^6$, сенокосов — на $25 \cdot 10^6$ га.

С конца 60-х годов XIX в. во всех лесных регионах России в связи с ростом населения и развитием промышленности наблюдается заметное уменьшение лесных площадей, которое продолжается до 1925 г. За 57 лет было вырублено более $50 \cdot 10^6$ га. В истории лесопользования России с конца XVII и до первой четверти XX в. явно прослеживаются по крайней мере 2 этапа: первый — с 1696 по 1868 г., когда уменьшение лесных площадей было незначительным, и второй — с конца 60-х годов XIX в., характеризующийся интенсивной вырубкой почти во всех районах страны. За весь этот период в атмосферу должно было поступить не менее $3.5 \cdot 10^9$ т С ($1.0 \cdot 10^9$ в 1868—1900 гг. и $2.5 \cdot 10^9$ с 1900 по 1925 г.). Менее всего от вырубки пострадали северные губернии — Архангельская, Вологодская, Олонецкая.

Оценка деятельности лесных экосистем умеренной зоны с точки зрения углеродного баланса биосферы за период 1860—1900 гг. (Stuiver, 1978; Moore e. a., 1980; Loucks, 1980) в настоящий момент различается только количественно (от $0.6 \cdot 10^9$ до $1.3 \cdot 10^9$ т С/год), сам же характер функционирования этих лесов как нетто-источника углерода (т. е. поступление С в атмосферу при деструкции органики превышает его фотосинтетическое поглощение) для атмосферы в связи с интенсивной вырубкой лесов сомнений не вызывает.

В начале XX в. и особенно после второй мировой войны во многих странах были начаты серьезные работы по лесовосстановлению, что, по-видимому, не могло не сказаться на общем балансе углерода лесных экосистем. Основной же причиной изменения их углеродного баланса, очевидно, следует признать некоторое снижение интереса к лесам как энергетическому источнику. Увеличение добычи ископаемого топлива неизбежно должно было сократить потребности в древесине и способствовать если не сокращению темпов рубки, то по крайней мере уменьшению скорости ее нарастания. Во многих регионах умеренной зоны наблюдается регенерация лесов на вырубленных ранее площадях, и они постепенно превращаются в нетто-сток углерода для атмосферы. По оценкам T. V. Armentano и C. W. Ralston (1980), этот сток с 1900 по 1950 г. составлял $\sim 1 \cdot 10^9$ т С/год, по мнению же других специалистов (Stuiver, 1978), поступление и выделение углерода в лесах умеренной зоны были уравновешены, т. е. их влияние на баланс углерода в биосфере было равно нулю. Трансформация тропических лесов в этот период, по-видимому, была не слишком существенной вследствие малого вмешательства человека.

50—80-е годы XX в. представляют собой особый — по сравнению с предыдущими — этап в лесохозяйственной деятельности почти всех стран мира. Прежде всего наблюдается сравнительно благополучная ситуация в лесах умеренной зоны. В странах социализма, а также в развитых капиталистических странах очень интенсивные работы по лесовосстановлению дали возможность либо стабилизировать размер лесных площадей, либо их увеличить, несмотря на рост потребностей в древесине и рост объема ее заготовок. С 1950 по 1973 г. увеличение площади лесов в среднем составляло $\sim 70 \cdot 10^3$ га/год, что безусловно сказалось на продуктивности лесов и накоплении биомассы (табл. 1). Анализ баланса углерода в лесах основных стран умеренной зоны показывает (несмотря на вариабельность данных по некоторым странам), что в последние десятилетия в лесных биогеоценозах углерода аккумулируется больше, чем теряется. Общее накопление углерода в древесине промышленно используемых лесов составляет $(11—12.8) \cdot 10^9$ т за 22 года (с 1953 по 1975). С учетом же малоценной с хозяйственной точки зрения древесины, а также продукции корней, кроны и других частей нетто-поглощение углерода в лесах умеренной зоны составит $(1—1.2) \times \times 10^9$ т С/год («The role of temperate. . .», 1980). Противоречивость сведений об изменении лесного фонда СССР (табл. 2) привела, по-видимому, к некоторому завышению величины изменения содержания углерода в них за период с 1950 по 1970 г. В действительности, оно составляет не $(4—6) \cdot 10^9$ т С за 20 лет, как это приводится в «The role of temperate. . .» (1980), а только $\sim 2.2 \cdot 10^9$ т С за этот период, поскольку общий запас древесины в СССР увеличился за этот период только на 7 млрд. м^3 (табл. 2), а не на 14.3—20.3 млрд. м^3 (табл. 1). В таком случае нетто-поглощение углерода лесами умеренной зоны за 50—70-е годы составит $(0.8—0.9) \cdot 10^9$ т С/год. Некоторое уменьшение данной в «The role of temperate. . .» оценки поглощения углерода лесами умеренной зоны — $(0.8—0.9) \cdot 10^9$ против $(1—1.2) \cdot 10^9$ т С/год, по-видимому, не играет существенной роли, и эти леса должны рассматриваться в настоящее время как нетто-сток углерода для атмосферы.

Бореальные лесные экосистемы также представляются в настоящее время как нетто-сток углерода для атмосферы с интенсивностью его аккумуляции от 0.03 до $0.3 \cdot 10^9$ т С/год («Carbon balance. . .», 1980). По-видимому, до тех пор пока температурный режим остается на современном уровне, процессы разложения органики заметно не активизируются и не будут существенно влиять на поступление углерода в атмосферу. Можно ожидать, что в ближайшем будущем характер функционирования бореальных лесных экосистем (как слабого стока углерода) не изменится. Даже прогнозируемое увеличение температуры все еще явно недостаточно для интенсификации процессов разложения, если темп лесозаготовок будет оставаться на современном уровне. В северной тайге вмешательство в естественные процессы особенно опасно, так как оно может привести к необратимому уничтожению северных лесов и созданию условий, при которых лесные площади становятся чистым источником CO_2.

Другим существенным моментом, характеризующим период 1950—1980 гг., является изменение ситуации в тропических лесах. За весь исторический период площадь тропических лесов сократилась на 300 млн. га, и при этом не менее $^2/_3$ этого уменьшения приходится на последние три десятилетия («Tropical forest ecosystems», 1977).

По данным, представленным XX Генеральной Ассамблее ООН (Brünig, 1979), ежегодное уменьшение площади тропических дождевых лесов составляет не менее 1 % их территории (а в некоторых странах — 5 %), или $10 \cdot 10^6$ га/год. В результате подсечного земледелия, размах которого не контролируется

ТАБЛИЦА 1

Изменения площадей и содержания углерода в лесах умеренной зоны некоторых стран за последние десятилетия («The role of temperate. . .», 1980)

	Общий запас древесины, 10^9 м^3		Изменение содержания за 20 лет		Изменение площади лесов (10^3 га) с 1950 по 1973 г.
	1950-е годы	1970-е годы	10^9 м^3	10^9 т C[1]	
Бельгия, Нидерланды, Люксембург	—	—	—	—	+31
ФРГ	0.625	1.020	0.395	+0.118	+56
Дания	0.060	0.045	—0.015	—0.004	+40
Франция	0.805	1.310	0.505	+0.152	+454
Италия	0.299	0.350	0.051	+0.002	+443
Финляндия	1.491	1.4—1.5	0.0	0.0	—
Швеция	1.820	2.360	0.540	+0.162	+100—150
Восточная Европа (без СССР)	2.860	4.550	1.690	+0.507	—
СССР	58.700	73—79	14.300—20.300	+4.29—6	—
Япония	1.900	2.090	0.190	+0.570	—
Канада	11.800	19.700	7.900	+2.370	—
США	13.280	22.700	9.420	+2.830	—
Ирландия, Англия	—	—	—	—	+590
Всего (1953—1975 гг.)	Промышленно-используемая древесина		34.976—40.976	11.00—12.80	—
	Всего древесины (с учетом малоценной)			19.24—22.40	

[1] Пересчет в единицы углерода произведен с использованием коэффициента условной плотности древесины, равного 0.62 г/см^3, и содержания углерода 50%.

ТАБЛИЦА 2

Изменение фитомассы лесов СССР за период с 1956 по 1980 г.

	1956 г. («Справочник по учету . . . », 1957)	1973 г. («Лесное хозяйство СССР», 1977)	1980 г. (Воробьев, 1982)
Занимаемая площадь, 10^6 га	680.90	710.20	791.60
Общий запас древесины, 10^9 м^3	75.09	82.00	84.20
Общая фитомасса (деревья), 10^9 т	42.98	47.44	48.76

государственными органами, и других хозяйственных мероприятий ежегодно идет деградация лесов на площади (17—20)·10^6 га (Myers, 1980a; Bewonder, 1981). Быстрыми темпами разрушаются лесные массивы в равнинных районах Филиппин, Малайзии, Бангладеш, Индии, Центральной Америки, Западной Африки, на низменностях Колумбии, в южном и восточном секторах Бразильской Амазонии, тихоокеанском побережье Эквадора. Несколько медленнее антропогенному воздействию подвергаются тропические дождевые леса Папуа — Новой Гвинеи, Камеруна, Бирмы, тихоокеанского побережья Колумбии. Практически отсутствуют изменения в лесах Западной Амазонии, Гайяны, Суринама, Французской Гвианы, бассейна Заира (Myers, 1980b).

Деградируют и сокращаются также муссонные и мангровые леса. Весьма вероятно, что к концу XX в. в Таиланде, на Цейлоне, в Непале и на Филиппинах они полностью исчезнут (Куракова, Рябчиков, 1981). Подсечное земледелие и расчистка лесов для создания пастбищ, в процессе которых бо́льшая часть биомассы сжигается на месте, являются одной из основных причин уменьшения лесных площадей. Вместе с тем с каждым годом растет интерес к древесине тропических лесов как сырью для деревообрабатывающей и целлюлозно-бумаж-

ТАБЛИЦА 3

Заготовка древесины во влажных тропических лесах и доля экспорта древесины в общем экспорте стран Африки, Латинской Америки, Азии (Myers, 1980)

	Заготовка, 10^6 м^3		Экспорт древесины (% от общего экспорта страны)	
	1950 г.	1980 г.	1950 г.	1980 г.
Африка	4.7	20	32	60
Латинская Америка	15.5	32	5	13
Южная и Юго-Восточная Азия	14.3	93	14	70

ной промышленности, о чем свидетельствует увеличение заготовок и экспорта древесины (табл. 3).

Исследование динамики заготовки древесины во всем мире показывает (табл. 4), что темп ее нарастания в 1950—1970-х гг. был равен $53 \cdot 10^6$ м^3/год, или 4.07 % (по отношению к 1950 г.), т. е. был приблизительно таким же, как прирост использования ископаемого топлива — 4.59 % в год. При среднем в мире соотношении объема заготовок 1970 г. к 1950 г., равном 1.8, в развивающихся странах в эти же годы оно было значительно выше — 2.5. В тропиках в 1970 г. было заготовлено более половины всей древесины, а в СССР, капиталистических странах Европы и США — $1.05 \cdot 10^9$ м^3/год (при общей заготовке $\sim 2.4 \cdot 10^9$ м^3/год). Следует заметить, что в 1975 г. размер заготовки соответствовал приросту древесины ($2.6 \cdot 10^9$ м^3/год), но позднее превысил его. Значительный переруб в настоящее время наблюдается в тропических лесах всех континентов, за исключением Южной Америки. Особенно плохо обстоит дело в тропической Азии, где на одного человека приходится всего 15 м^3 древесины на корню (при среднем по земному шару запасе 75 м^3 на человека) (Куракова, Рябчиков, 1981).

ТАБЛИЦА 4

Динамика заготовки древесины в мире (Воробьев и др., 1976; Воробьев, 1982)

	Леса, млрд. га (1971 г.)		Заготовка древесины, млрд. м^3					Прогноз заготовки древесины, млрд. м^3		Объем заготовки в 1970 г. (процент к 1950 г.)
	все леса	в том числе эксплуатируемые	1950	1960	1970	1975	1980	1985	2000	
Страны мира	3.713	1.500	1.307	1.900	2.374	2.600	2.700	3.274	4.324	182
социалистические	0.925	0.439	0.313	0.593	0.634	—	—	—	—	202
экономически развитые капиталистические страны	0.865	0.387	0.624	0.726	0.799	—	—	—	—	127
развивающиеся	1.923	0.675	0.372	0.582	0.942	—	—	—	—	254
СССР	0.747	0.395	0.211	0.370	0.385	—	0.386	—	—	182
США	0.293	0.192	0.283	0.309	0.337	—	—	—	—	118
Европа (без СССР)	0.148	0.123	0.272	0.317	0.332	—	—	—	—	121

Объем заготовок, как правило, отстает от потребностей в древесине (на ~ 3 %). Уже в 1960 г. дефицит деловой древесины составлял $17 \cdot 10^6$ м^3 (Моисеев, 1971), а в 1980 г. — $75.6 \cdot 10^6$ м^3 (Воробьев, 1982). Однако, несмотря на растущие потребности, в последние годы прогнозы заготовок древесины на конец XX в. основываются главным образом на реальных запасах мирового лесного фонда и предусматривают объем не $7.6 \cdot 10^9$ м^3/год (290 % прироста), а $(3.3—4.3) \cdot 10^9$ м^3/год (Моисеев, 1971; «Лесное хозяйство СССР», 1977). При таких прогнозах ежегодно должно вырубаться $\sim 30 \cdot 10^6$ га лесов, и, по-видимому,

ТАБЛИЦА 5

Прогноз изменения площади тропических лесов (10^6 га)
(Куракова, Рябчиков, 1981)

	1970	1975	1980	1990	2000
Тропические редколесья		641			570
Тропические леса (всего)	1206	1166	1132	1075	1026
в том числе:					
Америка	678	659	641	610	583
Африка	209	204	200	194	189
Азия	319	303	291	271	254

по меньшей мере половина этих площадей будет находиться в тропической зоне.

Количественные оценки изменения всей биомассы в тропических лесах весьма сложны из-за недостатка данных, и даже за период 1963—1973 гг. имеются лишь весьма приблизительные сведения об уменьшении площадей тропических лесов ($\sim 65 \cdot 10^6$ га) и запаса древесины ($16.5 \cdot 10^9$ т сухого органического вещества) (Букштынов и др., 1981).

За период с 1973 по 1980 г. оценки более достоверны: лесная площадь уменьшилась за это время на $113 \cdot 10^6$ га ($\sim 16 \cdot 10^6$ га в год). Эти расчеты сделаны на основании данных инвентаризаций 1973 (Букштынов и др., 1981) и 1980 гг. («Les ressources forestières. . .», 1982).

Вероятно, эта цифра значительно ближе к действительности, чем явно заниженный прогноз изменения площадей на 1970—1980 гг. (табл. 5).

Объем вырубленной древесины (на конец 70-х годов) составляет $17 \cdot 10^9$ м^3, что соответствует потерям $\sim 14 \cdot 10^9$ т С (при общем запасе углерода в растениях 12 кг С/м^2) (Tosi, 1980), т. е. $\sim 2.0 \cdot 10^9$ т С/год. Предполагая, что окисляется $^2/_3$ органической части вырубленной биомассы, можно оценить поток углерода, поступающего в атмосферу в результате этого окисления, как $\sim 1.3 \times 10^9$, а с учетом гумуса — $(1.6—1.9) \cdot 10^9$ т С/год.

Довольно широко распространено мнение, что тропические леса играют ключевую роль в глобальном углеродном цикле, поскольку они являются крупнейшим резервуаром углерода среди наземных экосистем и могут стать мощным источником поступления CO_2 в результате антропогенного вмешательства в них. Совершенно очевидно, что вырубка тропических лесов существенно отразилась на общем балансе углерода в лесных экосистемах в 1950—1980 гг. Если леса умеренной и бореальной зон функционировали как нетто-сток углерода ($\sim 1 \cdot 10^9$ т С/год), то тропики были явным нетто-источником углерода для атмосферы. Сам по себе этот факт не вызывает сомнений, однако в количественных оценках стоков и источников С имеются существенные разногласия. Можно лишь приблизительно говорить о нетто-поступлении углерода в объеме $(0.7—0.8) \cdot 10^9$ т С/год, т. е. тропические леса в настоящее время в биосфере являются более мощным источником углерода — $(1.6—1.9) \cdot 10^9$ т С/год, чем леса умеренной и бореальной зон стоком ($1 \cdot 10^9$ т С/год). За время мониторинга CO_2 в атмосферу должно было поступить максимум $15 \cdot 10^9$ т С. Результаты наблюдений за концентрацией CO_2 в атмосфере и интенсивностью его индустриального выброса, а также модельные расчеты поглощения CO_2 океаном дают основания полагать, что биосфера в 1958—1980 гг. не являлась интенсивным источником или стоком антропогенного CO_2 («Влияние увеличения количества углекислого газа», 1982). В связи с этим полученные нами данные — $(0.7—0.8) \cdot 10^9$ т С/год — представляются вполне реалистичными. Оценки поступления углерода за счет деструкции биомассы в $(4—8) \cdot 10^9$ т С/год (Woodwell, Houghton, 1977; Горшков, 1981) явно завышены.

В настоящий момент можно себе представить, как на протяжении последнего столетия одни и те же экосистемы могли являться в отдельные периоды нетто-стоком, а в другие — нетто-источником углерода для атмосферы (рис. 2). Леса умеренной зоны из явного источника углерода постепенно превращаются в первой четверти XX в. в сток, а тропические леса — в источник углерода, что обусловлено изменением ведения в них хозяйства.

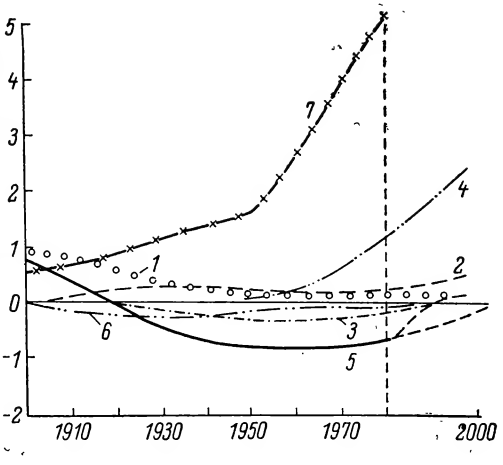


Рис. 2. Нетто-потоки углерода в атмосферу.

1 — поток углерода из почвы травянистых экосистем, *2* — из переувлажненных районов, *3* — поток из почв лесов умеренной зоны, *4* — из почв и растений тропических лесов, *5* — из растений в лесах умеренной зоны, *6* — накопление углерода в продуктах, *7* — поток CO_2 от сжигания ископаемого топлива. *1—6* — по: Loucks (1980); *7* — по: Keeling (1979) и Rotty (1982). *По оси абсцисс* — годы; *по оси ординат* — нетто-поступление углерода, 10^9 т С/год.

Совершенно очевидно, что процесс истребления тропических лесов будет продолжаться, и весьма вероятно, что в близком будущем можно ожидать полного исчезновения девственных лесов, которые будут заменены сельскохозяйственными угодьями, лесными пастбищами, вторичными лесами и саваннами. Предполагается (Розанов, 1977), что в перспективе увеличение пахотного мирового фонда до $2.5 \cdot 10^9$ га (16.6 % площади суши) может быть осуществлено за счет территорий, занятых тропическими лесами и саваннами, и эти земли будут составлять главную часть пахотного фонда мира ($\sim$40 %). Некоторую прибавку даст также таежно-лесная зона (Розанов, 1977). В связи с этим лесные площади за последние десятилетия должны уменьшиться к концу XX в. на $6 \cdot 10^8$ га, причем наибольшие потери придутся на тропическую зону ($4.2 \cdot 10^8$ га), а $1.8 \cdot 10^8$ га — на бореальную и таежную (Розанов, 1977). Прогнозы уменьшения лесных площадей, данные Б. Г. Розановым и основанные на расчетах расширения пахотных земель, достаточно хорошо согласуются с прогнозами специалистов лесного хозяйства, которые базируются на изменениях лесного фонда, обусловленных ростом потребностей в древесине. Как уже было сказано выше, годичная лесосека к концу века должна составлять $\sim 30 \cdot 10^6$ га. По данным ФАО, в тропической зоне к 2000 г. предполагается несколько уменьшить темп сведе́ния лесов по сравнению с последним десятилетием — до $11.3 \cdot 10^6$ га/год. К этому следует прибавить площади выборочных рубок в не тронутых рубками лесах —$4.4 \cdot 10^6$ га, т. е. годовая лесосека составит $15.7 \cdot 10^6$ га (0.8 % площади тропических лесов). К 2000 г. будет вырублено $150 \cdot 10^6$ га сомкнутых и $76 \cdot 10^6$ га разреженных лесов, а в общей сложности примерно $300 \cdot 10^6$ га, причем в большей степени в Африке и Азии. Восстановление и облесение площадей индустриальными и неиндустриальными методами составляют $1.1 \cdot 10^6$ га/год, т. е. на каждые вырубленные 10 га восстанавливается только 1 га («Les ressources forestières. . .», 1982). Тропические экосистемы, по-видимому, будут оставаться источником углерода для атмосферы с интенсивностью поступления $3 \cdot 10^9$ т С/год (Loucks, 1980). В последние годы появились некоторые основания для более оптимистической оценки будущего тропических лесов. Многие исследования (Brown, Lugo, 1980; Lugo e. a., 1980; Tosi, 1980) показывают, что далеко не все вырубки превращаются в безлесные пространства. Во влажных зонах достаточно быстро идет естественное возобновление, и появившиеся на месте вырубленных вторичные леса являются стоком углерода для атмосферы. Кроме того, под эгидой программы МАВ планируется регулируемая эксплуатация влажных тропических лесов при соблюдении принципа возобновляемости ресурсов (Meijer, 1980).

Однако у лесоводов есть основания для некоторого пессимизма, связанные с изменением характера хозяйственной деятельности на вырубленных территориях. Расширение пахотных земель за счет лесов уменьшит скорость поглощения CO_2 из атмосферы. Кроме того, дигрессия лесов как следствие атмосферных и почвенных загрязнений приведет, по-видимому, к превращению лесов умеренной зоны из стока в источник углерода и усилит эффект увеличения CO_2 в атмосфере за счет сжигания ископаемого топлива. Нетто-поступление углерода в атмосферу, связанное с деятельностью растительных сообществ, составит к концу века не менее $(3—4) \cdot 10^{15}$, а по максимальным оценкам — $(7—13) \cdot 10^{15}$ г С/год (Loucks, 1980). Эти величины кажутся достаточно высокими, однако они значительно ниже прогнозируемого на конец XX в. поступления углерода — (12—18)·10^{15} г С/год — от сжигания нефти, угля и газа (Rotty, 1982).

По-видимому, до тех пор пока не исчерпаются запасы ископаемого топлива, рост концентрации углекислого газа будет зависеть главным образом от темпа использования этого топлива. Нарушение деятельности биоты может создать лишь дополнительный эффект увеличения CO_2 в атмосфере.

ЛИТЕРАТУРА

Букштынов А. Д., Грошев Б. И., Крылов Г. В. Леса. М.: Мысль, 1981. 316 с. — *Влияние* увеличения количества углекислого газа в атмосфере на климат. — Материалы сов.-амер. совещ. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 56 с. — *Воробьев Г. И.* Эффективность лесного хозяйства СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 120 с. — *Воробьев Г. И., Атрохин В. Г., Васильев П. В. и др.* Мировые проблемы лесного хозяйства. М.: Лесн. пром-сть, 1976. 272 с. — *Горшков С. П.* Проблема CO_2 и антропогенная убыль органического вещества биосферы. — В кн.: Физические основы изменений современного климата. Т. 2. М.: Гидрометеоиздат, 1981, с. 215—225. — *Горшков С. П., Сущевский А. Г., Шендерук Г. Н.* Круговорот органического вещества. — В кн.: Круговорот вещества в природе и его изменение под влиянием хозяйственной деятельности человека. М.: Изд-во МГУ, 1980, с. 180—220. — *Куракова Л. И., Рябчиков А. М.* Тропические леса: состояние и проблемы. — Вестн. МГУ, сер. геогр., 1981, № 1, с. 46—53. — *Лесное* хозяйство СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 368 с. — *Моисеев Н. А.* Основные тенденции использования и воспроизводство лесных ресурсов в зарубежных странах. М.: ЦБНТИлесхоз, 1971. 60 с. — *Розанов Б. Г.* Почвенный покров земного шара. М.: Изд-во МГУ, 1977. 248 с. — *Справочник* по учету лесного фонда СССР (на 1 января 1956 г.). М.: Мин-во сел. хоз-ва СССР, 1957. 47 с. — *Цветков М. А.* Изменение лесистости европейской России с конца XVII столетия по 1914 год. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 212 с. — *Armentano T. V., Ralston C. W.* The role of temperate zone forests in the global carbon cycle. — Can. J. Forest. Res., 1980, vol. 10, p. 53—60. — *Bewonder B.* Forest and development. — Mazingira, 1981, vol. 5, N 2, p. 62—70. — *Brown S., Lugo A. E.* Preliminary estimate of the storage of organic carbon on tropical forest ecosystems. — In: The role of tropical forests on the world carbon cycle. D. C.: Washington, 1980, p. 118—139. — *Brünig E. F.* Prospects and problems of the development of tropical forests as environmental and economic resources. XX General Assambly, Symp. 2. Helsinki, 1979, p. 31—32. — *Carbon* balance in the northern ecosystems and the potential effect of carbon dioxide induced climatic change / Ed. by P. C. Miller. Carbon dioxide effects research and assessment program, 015 report of a workshop. San Diego, California, 1980. 109 p. — *Harris W. F., Goldstein R. A., Henderson G. S.* Analysis of forest biomass pools, annual primare production and turnover of biomass for mixed deciduons forest watershed. — In: I UFRO biomass studies / Ed. H. E. Young. Univ. of Maine, Orono, 1973, p. 41—64. — *Keeling Ch. D.* The Suess effect: ^{13}Carbon — ^{14}Carbon interrelations. — Envir. Intern., 1979, vol. 2, p. 229—300. — *Les ressources* forestières tropicales / Ed. J. P. Lanly. Organisation des nations unies pour l'alimentation et l'agriculture. 30 Rome, 1982. 113 p. — *Loucks O. L.* Recent results from studies of carbon cycling in the biosphere. — In: Proceedings of the carbon dioxide and climate research / Ed. by E. Schmitt. Carbon dioxide effects research and assessment program, 011 report in Washington (24—25 April, 1980). Washington, 1980, p. 3—42. — *Lugo A. E., Brown S., Hall Ch.* The role of tropical forests in the carbon balance of the world. — In: Proceedings of the carbon dioxide and climate research / Ed. by E. Schmitt. Carbon dioxide effects reseach and assessment program, 011 report in Washington (24—25 April 1980). Washington, 1980. 127 p. — *Meijer W.* A new look at the plight of tropical rainforests. — Environ. Conserv., 1980, vol. 7, N 3, p. 203—206. — *Moore B., Bonne R. D., Hobbie J. E. e. a.* A simple model for analysis of the role of terrestrial ecosystems in the global carbon budget. — In: Carbon cycle modelling. SCOPE 16, 1980, p. 365—385. — *Myers N.* The conversion of tropical forests. — Environment, 1980a, vol. 22, N 6, p. 6—13. — *Myers N.* The present status and future prospects of tropical moist forests. — Environ. Conserv., 1980b, vol. 7, N 2, p. 101—114. — *Olson J., Pfuderer H., Chan H. Yip-Hoi.* Changes in the global carbon cycle and biosphere. — Environ. Sci. Division. Publ. Oak Ridge, 1978, N 1050. 169 p. — *Revelle R.* Carbon dioxide and world climate. — Sci. Amer., 1982, vol. 247, N 2, p. 5—15. — *Rotty R. M.* Distribution of and changes in industrial carbon dioxide production. Inst. for Energy Analysis. — Oak Ridge Assos. Univ. 1982. 23 p. — *Stuiver M.* Atmospheric carbon dioxide and reservoir changes. — Science, 1978, N 199, p. 253—258. — *The role* of temperate zone forests in the world carbon cycle — problem definition and reseach needs / Ed. by T. V. Armentano and J. Hett. Departm. of Energy, Washington, 1980. 69 p. — *Tosi J.* Life zones, land use, and forest vegetation in the tropical and subtropical regions. — In: The role of tropical forests on the world carbon cycle. U. S. Department of Energy. D. S., Washington, 1980, p. 44—65. — *Tropical* forest ecosystems. UNESCO, 1977. — *Woodwell G., Houghton R.* Biotic influences on the world carbon budget. — Phys. Chem. Sci. Res. Rept., 1977, N 2, p. 61—72.

Государственный гидрологический институт,
Ленинград.

Получено 12 V 1983.

SUMMARY

The estimation of variations in the forest biomass of different zones induced by clearing of forests makes it possible to determine the character of the functioning of forest ecosystems over the last century. It has been established that at present the temperate and boreal forests are the sink of atmospheric carbon taking in approximately $\sim 1 \cdot 10^9$ t C/yr and the tropical forests are the source of carbon for the atmosphere producing nearly ~ 1.6—$1.9 \cdot 10^9$ t C/yr. Thus, the net primary production of carbon at the expense of anthropogenic disturbances on forest ecosystems can be evaluated as 0.7—$0.8 \cdot 10^9$ t C/yr. In the nearest future the character of the functioning of boreal and temperate forests will not change, provided the rate of forest clearing remains at its present level, whereas the tropical ecosystems will be the source of carbon for the atmosphere producing about $\sim 3 \cdot 10^9$ t C/yr.

УДК 581.9 (571.651)

Ю. П. Кожевников

О ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОМ ПОДХОДЕ К СРАВНИТЕЛЬНОМУ АНАЛИЗУ ФЛОР (НА ПРИМЕРЕ ДВУХ КОНКРЕТНЫХ ФЛОР ЧУКОТКИ)

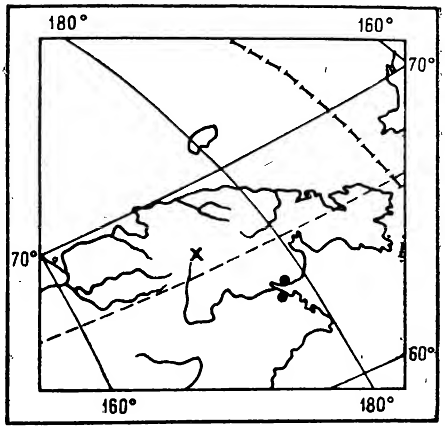
Yu. P. KOZHEVNIKOV. ON THE LANDSCAPE-ECOLOGICAL APPROACH TO A COMPARATIVE ANALYSIS OF FLORAS (AS EXEMPLIFIED BY TWO LOCAL FLORAS OF CHUKOTKA)

Проводится сравнение экологических элементов двух конкретных флор территорий с различными природными условиями. Показано, что основные эко- и биоморфы распределяются весьма сходным образом.

С тех пор как понятие о конкретных флорах было введено во флористику (Толмачев, 1931, 1932—1935, 1941, 1970), его использовали исключительно с географической точки зрения. Конкретные флоры, являющиеся моделями флор обширных территорий, служили основой для флористического районирования и реже — для историко-географического анализа региона. Однако было показано (Кожевников, 1978а, б, 1979), что территории конкретных флор не являются низшими пространственными единицами при анализе флор. На безлесных пространствах такой единицей выступает ландшафтный экофон (ЛЭ) — комплекс местообитаний с одним типом поверхностных отложений, в значительной мере определяющих среду обитания, а тем самым состав видов и растительность. По характеру поверхностных отложений на Чукотке мы выделили 10 типов ЛЭ: пролюво-аллювиальный (ПАЛЭ), скальный (СЛЭ), коллюво-делювиальный (КДЛЭ), коллюво-элювиальный (КЭЛЭ), гумусный (ГЛЭ), озерный (ОЛЭ), торфяной (ТЛЭ), нивальный (НЛЭ), лайдовый (ЛЛЭ), приморско-галечниковый (ПГЛЭ). Их характеристики приведены в специальной работе (Кожевников, 1979). Совокупность видов, населяющих один ЛЭ, представляет собой соответствующий экологический элемент данной конкретной флоры. Виды, распространенные более чем в двух ЛЭ, приняты в качестве повсеместных.

Если сравнение конкретных флор в целом дает географическую и историческую информацию, то при сравнении их по ЛЭ можно получить экологические данные, которые значительно углубляют историко-географическую характеристику флор. Кроме того, анализ флор по ЛЭ позволяет выдвинуть новые вопросы, касающиеся распределения видов по различным местообитаниям на территории каждой флоры и дающие выход в фитохорологию.

Цель этой статьи — представить результаты сравнительного анализа двух существенно различных конкретных флор Чукотки: окрестностей г. Анадыря (включая пос. Шахтерский) и окрестностей оз. Эльгыгытгын (см. рисунок). Эти флоры находятся в различных природных условиях. Г. Анадырь находится в пределах южной Чукотки, в подзоне кустарниковых тундр, а оз. Эльгыгытгын — в пределах центральной Чукотки, в подзоне типичных тундр (Кожевников, 1978б). Обследованная площадь в окрестностях г. Анадыря составляет приблизительно 240, а на оз. Эльгыгытгын — 150 км^2. Если из анадырской площади вычесть площадь, охваченную дальними маршрутами, то оставшаяся часть будет соответствовать территории, обследованной в районе оз. Эльгыгытгын. На вычитаемую площадь приходится менее 20 видов (правда, все они диф-



Местоположение исследованных пунктов.

Точки — г. Анадырь и пос. Шахтерский, *крестик* — оз. Эльгыгытгын.

ференциальные), поэтому во всех расчетах мы используем данные со всей площади, обследованной в окрестностях г. Анадыря.

Флоры окрестностей г. Анадыря и оз. Эльгыгытгын включают соответственно 413 и 267 видов сосудистых растений, из которых 231 вид является общим для них; 36 видов эльгыгытгынской флоры не встречаются в окрестностях г. Анадыря, а 182 вида отсутствуют на Эльгыгытгыне. Величина z, являющаяся, по Престону (Preston, 1962; Малышев, 1975), показателем зависимости развития флор друг от друга, а также мерой их различия, равна в данном случае 0.33. Это означает, что флоры развивались невзаимосвязанно.

Сравнение по ЛЭ. Распределение местной флоры по ЛЭ дает ландшафтно-экологическую структуру, которая характеризует эту флору в связи со средой обитания. Одним из показателей этой структуры являются численные отношения видов, характерных для каждого ЛЭ, т. е. соотношение объемов экологических элементов. Это соотношение предоставляет ценную информацию при сравнении ландшафтных структур флор (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Объем экологических элементов анадырской (А) и эльгыгытгынской (Э) флор по встречаемости видов

Встречаемость	Пункт	Число видов									
		ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	НЛЭ	ЛЛЭ	ПГЛЭ
Обычно	А	49	5	45	11	49	11	27	3	11	3
	Э	31	2	24	2	36	15	29	17	—	—
Редко	А	28	8	35	7	46	21	21	7	2	5
	Э	26	6	14	4	29	6	8	4	—	—
Единично	А	2	2	2	0	8	2	0	1	1	0
	Э	0	10	1	1	0	1	0	0	—	—
Всего, %	А	19.5	3.7	20	4.4	35	8.4	12	2.7	3.5	1.9
	Э	21	6.7	15	2.6	24	8.2	14	7.9	—	—

Числовые значения таблицы не должны рассматриваться как абсолютно точные (мы допускаем их некоторую неточность), но они показывают вполне определенные отношения.

Прежде всего следует отметить, что объем большинства экологических элементов тесно связан с объемом флоры, в которую они входят. Богатство флоры связано и с числом повсеместных видов, составляющих в анадырской флоре 61 вид (14 %), в эльгыгытгынской — 29 видов (11 %). Только два элемента (СЛЭ и НЛЭ) эльгыгытгынской флоры превосходят соответствующие анадырские элементы. Это объясняется бо́льшим развитием СЛЭ и НЛЭ на Эльгыгытгыне, чем в окрестностях г. Анадыря. Хотя в последнем пункте много скальных выходов, немногие из них столь протяженны, как на оз. Эльгыгытгын, и на них создается иной экологический потенциал, поэтому оба указанных различия являются ландшафтными, а не просто геоморфологическими.

Результирующие ряды (Всего) экологических элементов в табл. 1 были обработаны с помощью коэффициента ранговой корреляции Кендэла (Зайцев, 1973). Результат следующий: $\tau=0.71$ (для 8-членных рядов), что при 6 степенях свободы дает $t=3.5>3$; корреляция рядов — положительная. Это означает, что они хорошо сбалансированы, т. е. флоры делятся на экологические элементы однотипно, независимо от их объема.

В каждом крупном экологическом элементе большинство составляют обычные, регулярные виды; меньше — редких и совсем мало (или нет вовсе) — единичных. В малых по объему элементах эта последовательность легко нарушается. В обеих флорах наиболее крупными по объему оказываются экологические элементы ГЛЭ. Этот признак присущ также некоторым субконтинентальным флорам в основании Чукотского п-ова. На втором месте по числу видов экологического элемента в обеих изученных флорах стоят КДЛЭ, на третьем — ПАЛЭ, затем следует элемент повсеместных видов. Этот параллелизм объемов соответствующих экологических элементов является сам по себе важным признаком сходства ландшафтных структур наших флор. Однако, как отмечалось ранее (Кожевников, 1974), в случае сходства по численным отношениям групп флористическое сходство может быть незначительным или практически отсутствовать. Для оценки флористического сходства соответствующих ЛЭ наших флор по наиболее характерным видам использован коэффициент Чекановского—Сёренсена, а для оценки различия — уравнение Престона, имеющее и флорогенетический смысл. Результаты приведены в табл. 2. Изучая эту таблицу, нельзя не отметить некоторое соответствие результатов, полученных при использовании разных способов расчета.

ТАБЛИЦА 2

Сходство и различие экологических элементов анадырской и эльгыгытгынской флор

Метод сравнения	Число видов								
	ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	НЛЭ	повсеместно
Коэффициент Чекановского—Сёренсена, %	33	6	33	16	43	10	40	48	58
Величина z, по Престону (×100)	65	73	44	32	67	50	50	44	36

Однако если мы используем показатель по Престону не в качестве величины различия, а в качестве величины сходства, т. е. $1-z$, то получаемое сходство будет выше, чем по коэффициенту Чекановского—Сёренсена. Отношения этих способов сравнения следует специально изучить на более обширном материале. Табл. 2 дает представление о слабом сходстве адекватных экологических элементов изученных флор. Их формирование происходило независимо друг от друга (величина z во всех случаях превышает 27, т. е. 0.27×100).

Сравнение по биоморфам. Распределение биоморф по ЛЭ для обеих флор представлено в табл. 3. Ряд видов при подсчете фигурировал в двух ЛЭ, поскольку они в равной мере оказались для них характерными. Два последних столбца содержат данные без этих удвоений. Из таблицы следует, что в обоих районах сильно преобладают корневищные недерновинные виды, затем следуют группы стержнекорневых, кистекорневых недерновинных, кистекорневых дерновинных и т. д. Относительная доля ведущих биоморф остается постоянной в обеих флорах. И там, и здесь корневищные в целом составляют 44.4 %. Этот показатель значительно выше, чем указывал Б. А. Тихомиров (1963) — 30—35 %, — и совершенно несогласуется с данными И. Г. Серебрякова (1965) о снижении роли корневищных биоморф с 25—30 % в лесах до 20 в тундрах. Доля стержнекорневищных — 19.8 % в Анадыре и 21.4 % на Эльгыгытгыне, т. е. выше, чем указывал Серебряков (1965), — 13 %. Участие дерновинных форм в наших флорах 15 и 17 %, т. е. тоже выше, чем показал Серебряков (цит. соч.), — 6 %. Поскольку оба названных автора использовали материал по Таймыру, то из приведенного сопоставления следует, что в разных частях тундровой зоны роль одной и той же биоморфы неодинакова. Кроме того, эта роль зависит от степени выявленности флоры.

ТАБЛИЦА 3

Число биоморф в ЛЭ

Биоморфы	Число видов										Повсеместно	В обеих флорах	
	ПАЛЭ	СЛЭ	КДЛЭ	КЭЛЭ	ГЛЭ	ОЛЭ	ТЛЭ	НЛЭ	АЛЭ	ПГЛЭ		абсолютное	%
Кистекорневые и короткокорневищные недерновинные (А)	14/8	1/1	6/7	1/1	15/6	15/3	4/5	5/7	1/—	1/—	0/0	55/30	13.3/11
Кистекорневые дерновинные (Б)	14/3	0/1	7/5	1/0	2/5	1/0	8/4	1/4	1/—	4/—	4/2	38/29	9/11
Кистекорневые со столонами (В)	0/0	0/0	1/0	0/0	1/1	1/0	0/0	0/0	0/—	0/—	0/0	3/1	0.7/0.4
Корневищные недерновинные (Г)	30/17	3/5	13/7	0/0	39/30	6/6	18/12	2/6	6/—	2/—	26/12	141/94	34/35
Корневищные дерновинные (Д)	3/3	1/1	5/3	2/1	5/2	0/0	4/2	0/2	0/—	0/—	5/3	23/17	5.6/6.4
Корневищные со стелющимися побегами (Е)	2/3	3/0	2/1	0/0	4/0	3/0	2/1	0/0	3/—	2/—	1/0	15/5	3.6/1.9
Стержнекорневые розеточные и не розеточные (Ж)	15/9	2/7	27/10	7/1	21/13	1/5	7/4	0/1	2/—	1/—	8/5	78/52	18.6/19.5
Стержнекорневые подушечные (З)	0/0	0/0	4/1	2/0	2/2	0/2	0/0	0/0	0/—	0/—	0/0	5/5	1.2/1.9
Клубневые и луковичные (И)	0/2	0/0	2/0	0/0	7/2	0/0	0/0	0/0	0/—	1/—	0/0	9/3	2.2/1.1
Всего	78/45	10/15	67/34	13/3	96/61	27/16	43/28	8/20	13/—	8/—	43/22	366/236	88/88.3
Полукустарнички (Пк)	1/0	2/1	3/2	0/0	1/0	0/1	0/0	0/0	0/—	0/—	0/0	5/2	1.2/0.7
Кустарнички (К)	1/2	0/0	4/0	3/0	8/3	0/0	3/4	1/0	0/—	0/—	10/2	23/14	5.7/5.3
Кустарники (Л)	5/2	2/0	5/0	0/0	2/3	0/0	1/4	0/0	0/—	0/—	7/0	21/10	5.2/3.7
Всего	7/4	4/1	12/2	3/0	11/6	0/1	4/8	1/0	0/—	0/—	17/2	49/26	12/9.7

Примечание. В числителе показаны анадырские числа биоморф, в знаменателе — эльгыгытгынские; прочерк в столбцах обозначает отсутствие ЛЭ, нуль — отсутствие биоморфы. А—И — травянистые; Пк, К, Л — деревянистые.

Хотя изученные нами флоры находятся в различных зональных условиях и очень различаются по объему, относительная роль большинства биоморф оказалась очень сходной. Суммарный процент травянистых форм различается всего на 0.3, а процент кустарничков — на 0.4. Растительность тундр составляют именно эти биоморфы, и, сложив полученные величины, мы находим, что по суммарной относительной роли трав и кустарничков данные флоры отличаются только на 0.1%. Из этого можно сделать пока предварительный вывод, что экологическое пространство ландшафта закономерно заполнено биоморфами, т. е. они образуют вполне определенные отношения, подчиненные физико-географическим условиям территории. Числовые показатели биоморф (столбец «абсолютное» в табл. 3) образуют два ряда, которые положительно коррелируют по методу Кендэла ($t=3.3>3$). Из отличительных черт нужно отметить большее абсолютное значение в анадырской флоре клубневых и луковичных растений, полукустарничков, корневищных растений со стелющимися побегами, кустарников. Эти отличия подчеркивают более южное положение анадырской флоры, в которой больше форм (на 23 вида) с деревянистыми скелетными осями.

Ряд биоморф анадырской флоры значительно богаче эльгыгытгынской по числу представителей (стержнекорневые, кустарнички, а особенно ведущие биоморфы — недерновинные, как кистекорневые, так и корневищные), однако их относительная роль практически одинакова. Число дерновинных кистекорневых форм в Анадыре существенно больше, чем на Эльгыгытгыне, но их относительная роль больше во втором пункте, чем в первом.

Следует еще раз подчеркнуть вслед за Тихомировым (1963) значение биоморф, переходных от древесных к травянистым, обладающих каудексом (*Minuartia arctica*, *Oxytropis czukotica* и др.). Формирование каудекса связано с тенденцией растения к долгожительству, а следующим шагом эволюции этих биоморф являются подушечные формы, конвергентно сходные с подушками южных высокогорий. Их число в обеих сравниваемых флорах одинаково — по 5 видов.

Распределение биоморф по ЛЭ подчинено закономерности: каждая биоморфа распределяется по большинству (или по всем) ЛЭ, причем чем больше объем биоморфы, тем большее число ее представителей обнаруживается в каждом ЛЭ. И, напротив, в каждом ЛЭ имеется большинство (или все) биоморф, хорошо представленных в районе. Этим достигается более эффективное использование растительным покровом энергетических и материальных ресурсов местообитания. Отсюда можно сделать вывод, что направленность к разнообразию в условиях однотипной среды являлась движущей силой формирования и упрочения многих биоморф, кроме изменений условий существования, на что указывал Серебряков (1955). По-видимому, формирование биоморф в некоторых случаях стояло в тесной связи с таксономическими преобразованиями с точки зрения систематика. Эту зависимость в последнее время доказал А. П. Хохряков (1974, 1975), обосновавший представление о биоморфологическом законе как основе филогенетической систематики. Автор считает, что признаки вегетативных органов растений столь же важны в таксономии, как и признаки генеративных органов. На практике это отчасти использовал Линней и даже в ранге родов, отличая, например, *Comarum* от *Potentilla*, но не выделяя из лапчаток *Pentaphylloides* (*Dasiphora*). Однако и в наше время некоторые ботаники (например, Э. Хультен) относят сабельник и курильский чай к роду *Potentilla*, полагая, что характер биоморфы при незначительных различиях в строении генеративных органов (например, окраске венчика) не является достаточным основанием для выделения особых родов. С позиции классической (линнеевской) систематики такой подход последователен и закономерен, поскольку генеративные органы являются в большинстве случаев более консервативной, более устойчивой (сильнее скоррелированной) и относительно самостоятельной морфофункциональной подсистемой растительных организмов.

Новый подход к изучению соответствия биоморф и таксонов, намеченный Хохряковым, интересен, но и проблематичен. Нельзя не согласиться, что среда обитания формирует биоморфы, но сама способность растения к образованию более одной биоморфы обусловлена его генотипом. С изменением биоморфы, действительно, могут происходить изменения в генеративной сфере растения, однако это — не слишком частые явления. Чаще изменения бывают лишь в комплексе вегетативных признаков, которые более тесно скоррелированы между собой, чем с признаками цветка или плода. Может быть, кажущаяся трансформация таксона с изменением биоморфы под давлением среды является всего лишь результатом заблуждений систематиков относительно реальных видов, существующих в природе. Известны хорошие примеры, когда ботаник испытывает психологическую потребность различать таксоны по значительным различиям в биоморфе. Одним из таких примеров является ольха кустарниковая *Alnus fruticosa*, еще недавно выделявшаяся в особый род *Alnaster* и относимая сейчас к роду *Duschekia* (Черепанов, 1981), с чем нельзя согласиться. Этот вид ольхи сохранил видовой эпитет «кустарниковая», поскольку считался кустарником. На самом деле этот вид имеет и древесную биоморфу. Деревья *Alnus fruticosa* в северной тайге северо-восточной Азии, на плато Путорана и на Полярном Урале достигают высоты 7—8 м с диаметром ствола до 15 см. Кустарниковая форма этого вида встречается в тех же районах, что и древесная, но преимущественно в подгольцовом поясе. В Субарктике и Арктике распространена только кустарниковая форма, которая и была описана Ф. Рупрехтом как *A. fruticosa*. Внешний облик древесной и кустарниковой форм трудно сопоставим, но никаких прочих различий между ними не имеется. Гербарные экземпляры древесной и кустарниковой *A. fruticosa* (если на этикетках не указана биоморфа) совершенно не различимы.

В наше время еще непоколебимо убеждение, что вопрос об объеме и статусе таксона решает систематик-монограф (Комаров, 1940; Майр, 1947). В свете вышесказанного он, особенно если придерживаться монотипической концепции вида, способен «замкнуть круг» на «видах», различающихся биоморфами, из чего, естественно, следует подход, развиваемый Хохряковым, согласно которому филогения тесно связана с эволюцией биоморф (Серебряков, 1965; Серебряков, Серебрякова, 1969; Хохряков, 1974, 1975).

В принципе этот подход при последовательном развитии может привести к созданию новой экологической систематики, на перспективность которой указывал М. Г. Попов. Нам представляется, что именно Арктика с ее в значительной мере «неустоявшимися» таксонами является той природной областью, где следует приложить усилия для поисков новых решений проблемы «растение—среда обитания». Одним из возможных путей этих поисков может быть исследование распределения по ЛЭ различных по эволюционной продвинутости таксонов и биоморф, а также корреляции между ними. Нельзя не считаться и с тем, что в разных областях один и тот же вид имеет разные биоморфы. В работах Серебрякова по Таймыру и другим областям ряд видов отнесен не к той биоморфе, к которой их следует относить на Чукотке. Например, *Comarum palustre* и *Potentilla biflora* рассматриваются Серебряковым как кустарнички. Разумеется, центрально-азиатские растения *Potentilla biflora* или род *Comarum* из Ленинградской обл., действительно, являются кустарничками, но на Чукотке — это травы. Правда, упомянутая лапчатка двуцветковая несколько одревесневает в основании «кустика» (каудекс), особенно у крупных куртин; однако, по нашим наблюдениям, ее надземные побеги отмирают каждый год и, следовательно, этот вид на Чукотке ведет себя как травянистый многолетник и гемикриптофит. Считается, что одревеснение базальных приземных частей побегов, например у рода *Artemisia* (Дорохина, цит. по: Серебряков, Серебрякова, 1969), и приподнимание почек возобновления над поверхностью песков являются приспособлением растений к избеганию обжигающего их действия. Это объяснение кажется весьма натянутым. Еще никто не наблюдал одревеснения дистальных частей побегов, в то время как базальная часть оставалась бы травянистой. Одревеснение базальных частей наблюдается у очень многих высоких трав в лесных районах, где нет никаких песков, и одревеснение нижней части стебля выработалось конвергентно по чисто механическим причинам.

Явлению конвергенции исследователи жизненных форм растений придают большое значение, исходя из принципа, сформулированного Серебряковым (1954), что жизненные формы образовались конвергентно от дивергентно развивающихся таксонов. Этот принцип имеет в основе далеко не равнозначное соотношение чисел биоморф и таксонов. Нельзя, однако, не признать, что соотношение категорий «биоморфа» и «таксон» может быть различным. В пределах одного рода и даже вида, распространенного в разных природных областях, могут быть разные биоморфы. Но значительно чаще даже хорошо обособленные виды принадлежат одной биоморфе. Несомненно дело здесь не в конвергенции, а в том, что таксономическая эволюция в большинстве случаев идет более быстрыми темпами, чем эволюция биоморф. Однако существуют и противоположные отношения, например в уже упоминавшихся случаях с *Alnus fruticosa* и *Comarum palustre*. Считается, например, что ольховники ряда *Fruticosae* Czerep. являются наиболее молодой филогенетической ветвью (Черепанов, 1954).

Сравнение по экоморфам. Экологические свойства ландшафта отображаются спектром экоморф. Различие этих спектров указывает на экологические различия сравниваемых ландшафтов. Спектры анадырской и эльгыгытгынской флор были опубликованы ранее (Кожевников, 1978б). Количественные различия сравниваемых по экоморфам флор заключаются в том, что в эльгытгынской флоре относительная роль опушенных мезофитов и гидромезофитов выше, чем в анадырской флоре, в которой абсолютное число опушенных мезофитов несколько больше, а гидромезофитов значительно меньше. Роль ксерофитов одинакова в обеих флорах, хотя в анадырской флоре их на 3 вида больше. Как и в отношении биоморф, относительная роль различных экоморф в рассматриваемых флорах довольно сходна. Не нужно использовать расчет по Кендэлу, чтобы установить положительную корреляцию видов, так как она очевидна. Если принять во внимание, что общее флористическое сходство окрестностей г. Анадыря и оз. Эльгыгытгын невелико, а формирование их флор, как показывает уравнение Престона, шло невзаимосвязанно, то нужно сделать вывод, что и биоморфы, и экоморфы имеют тенденцию к однотипному распределению по относительной роли во флорах независимо от их объема.

В обеих флорах значительно преобладают мезофиты, что вообще характерно для Арктики (Тихомиров, 1963). Вопреки указанию Тихомирова (1963), ксерофиты имеют ничтожное значение — 10 %. Поскольку это указание основано на таймырских флорах, то, вероятно, мы имеем в данном случае провинциальное отличие, обусловленное, видимо, климатическими отличиями Таймыра от изученных нами пунктов.

Экоморфа и биоморфа являются разными характеристиками растений. Мы показали, что распределение одной из них происходит по всем категориям другой или по большей их части (Кожевников, 1978а), т. е. каждая экоморфа содержит разные биоморфы, и наоборот. Следовательно, анализ по экобиоморфам суммирует две назависимые характеристики и является поэтому менее показательным, чем раздельный анализ по эко- и биоморфам. Его следует проводить на основе раздельного изучения распределения эко- и биоморф.

Наиболее крупная экобиоморфа в обеих сравниваемых флорах — корневищные мезофиты. Дальнейшая очередность групп по уменьшению их объема имеет специфические особенности в каждой флоре. Второе место в анадырской флоре делят стержнекорневые мезофиты и корневищные недерновинные гигрофиты, а в эльгыгытгынской флоре — стержнекорневые мезофиты и корневищные недерновинные мезофиты. Третье место в обеих флорах имеют мезоксерофиты, но в анадырской флоре это — корневищные недерновинные виды, а в эльгыгытгынской — стержнекорневые, которые в анадырской флоре занимают следующее место, разделяя его с кистекорневыми недернистыми мезофитами. Им противопоставляются корневищные недернистые гигрофиты в эльгыгытгынской флоре. В сравнительной чередуемости улавливается несколько больший ксерофитизм эльгыгытгынской флоры. Однако эта особенность проявляется в основном лишь за счет реликтовых видов, не играющих существенной роли в растительном покрове, облик которого резко не согласуется с представлением о большем ксерофитизме эльгыгытгынской флоры по сравнению с анадырской.

В заключение следует отметить, что мы коснулись только некоторых вопросов сравнительного анализа флор с экологических позиций.

Сравнительный анализ флор районов с различными природными условиями способствует выявлению общих закономерностей распределения растений по земной поверхности. При этом выявляется направленность современного развития местной флоры, т. е. происходит ли в ней изменение в соотношении географических элементов, и если происходит, то с какой интенсивностью и в каком направлении.

Направленность развития местных флор на Чукотке можно определить по соотношению континентальных и океанических признаков в них и по растительности этого же района, исходя из того, что при изменении климата растительность подвержена более быстрым перестройкам, чем флора. Если растительный покров данного района слагают преимущественно сообщества и группировки океанического склада (а также индифферентные интразональные и общие для смежных ботанико-географических подпровинций), а во флоре его имеются дифференциальные континентальные виды, то можно утверждать, что эволюция местного растительного покрова идет в сторону усиления океанических признаков. С этим явлением мы сталкиваемся при анализе флор окрестностей г. Анадыря и оз. Эльгыгытгын, а также и других чукотских флор. Весьма однотипное распределение эко- и биоморф по ЛЭ в совершенно несходных районах указывает на существование какого-то еще непознанного регуляторного механизма в тундровых ландшафтах. Особенно красноречиво об этом свидетельствует почти равнозначная относительная роль основных компонентов тундровой растительности — кустарничков и трав.

ЛИТЕРАТУРА

Зайцев Г. Н. Методика биометрических расчетов. М.: Высш. шк., 1973. 215 с. — *Кожевников Ю. П.* Опыт эколого-флористического сравнения типов местообитания. — Экология, 1974, № 2, с. 24—34. — *Кожевников Ю. П.* Некоторые закономерности распределения растений в чукотских ландшафтах. — Бот. журн., 1978а, т. 63, № 3, с. 327—343. — *Кожевников Ю. П.* Сравнительный анализ двух субарктических флор Чукотки: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1978б. 21 с. — *Кожевников Ю. П.* Эколого-флористический анализ средней Чукотки. Деп. ВИНИТИ 22 мая 1979, № 1843-79 Деп. 169 с. — *Комаров В. Л.* Учение о виде. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 246 с. — *Майр Э.* Систематика и происхождение видов. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 504 с. — *Малышев Л. И.* Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 11, с. 1537—1550. — *Серебряков И. Г.* Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосемянных. — Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та, 1954, т. 37, вып. 2, с. 54—59. — *Серебряков И. Г.* Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосемянных растений. — Бюл. МОИП, 1955, т. 60, № 3, с. 71—91. — *Серебряков И. Г.* К изучению жизненных форм растений пустынной и тундровой зон СССР. — Пробл. совр. бот., т. 2, 1965, с. 17—21. — *Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И.* Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 9, с. 1321—1326. — *Тихомиров Б. А.* Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 154 с. — *Толмачев А. И.* К методике сравнительно-флористических исследований. — Журн. русск. бот. об-ва, 1931, т. 16, № 1, с. 111—124. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части восточного Таймыра. Тт. 1—3. — Тр. поляр. комис., 1932—1935, № 8. 286 с. — *Толмачев А. И.* О количественной характеристике флор и флористических областей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 36 с. — *Толмачев А. И.* Богатство флор как объект сравнительного изучения. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 9, с. 1231—1244. — *Хохряков А. П.* Филогения и систематика лилейных по данным биоморфологического анализа: Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. Владивосток, 1974. 50 с. — *Хохряков А. П.* Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с. — *Черепанов С. К.* Монография рода ольха — *Alnus*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1954. 22 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с. — *Preston F. W.* The canonical distribution of commonness and rarity. — Ecology, 1962, vol. 43, N 2—3, p. 185—215, 410—431.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 VII 1983.

SUMMARY

Ecological elements of two local floras of the territories with different natural conditions have been compared.

Main eco- and biomorphs have been shown to be distributed in a quite similar way.

УДК 581.45 : 581.8 : 582.572.232

Р. П. Барыкина, М. А. Гуленкова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ, АНАТОМИЯ И ПРИРОДА ЛИСТОВИДНЫХ ОРГАНОВ *ASPARAGUS SPRENGERI* (*ASPARAGACEAE*)

R. P. BARYKINA, M. A. GULENKOVA. ONTOMORPHOGENESIS, ANATOMY AND NATURE OF THE LEAF-LIKE ORGANS IN *ASPARAGUS SPRENGERI* (*ASPARAGACEAE*)

Описаны большой жизненный цикл листолазающей лианы *Asparagus sprengeri*, основные закономерности морфогенеза, анатомия вегетативных органов. Выделены 4 возрастных состояния и 7 фаз морфогенеза. Показано, что в поддержании функциональной активности всей системы побега формирования большую роль играет аксиллярный комплекс, развитие которого происходит по типу двойной извилины. Подтверждена листовая природа колючки и осевая — филлокладия. Установлено, что в образовании «веламена» наряду с ризодермой принимает участие экзодерма.

В процессе эволюции организмов возникают признаки и свойства, обеспечивающие их выживание и размножение в конкретных условиях среды. Открытый рост растения определяет возможность появления в онтогенезе различных видоизменений последовательно развивающихся одноименных органов. Морфологические и физиологические преобразования исходных форм неодинаковы по глубине и масштабу. Возрастные и модификационные вариации органа могут быть обусловлены физиологическим состоянием апикальных меристем и непосредственным воздействием среды. Кроме того, имеют место глубокие структурные изменения, проявляющиеся с самых ранних фаз онто- и морфогенеза; их развитие запрограммировано и происходит автономно, независимо от внешних факторов. Согласно Г. Л. Шкорбатову (1971, 1982), в первом случае речь идет об адаптации онтогенетических систем, или организменной адаптации, во втором — адаптации филогенетических систем, или популяционно-видовой адаптации.

К числу изменений, связанных с ранней и глубокой специализацией, следует отнести возникновение у видов рода *Asparagus* L. в процессе приспособления к переживанию жарких и сухих периодов года листовидных органов, колючек и корневых шишек, которые стали устойчивыми в варьирующих условиях внешней среды. Исходная форма рода, согласно J. Bernatsky (1905) и Н. А. Ивановой (1942), была генетически связана с древними мезофильными представителями *Asparageae* Kunth.

В данной статье приведены результаты изучения *Asparagus sprengeri* Regel в процессе индивидуального развития, предпринятого с целью выявления места и времени возникновения вышеназванных видоизмененных органов, отличных в структурном и функциональном отношениях от исходных, в совокупности обеспечивающих жизнедеятельность растения как целостной системы и определяющих своеобразие его жизненной формы. В настоящее время *A. sprengeri* произрастает во влажных субтропиках Южной Африки (Морщихина, 1973; Иванина, 1982). Это одно из распространенных комнатных декоративных растений.

Изучению колючек и листовидных органов у видов рода *Asparagus* посвящена довольно обширная литература, в которой нашли отражение разные точки зрения на их природу; онтоморфогенез же у этой интересной группы растений выпал из поля зрения исследователей. Данных по микроморфологии видов спаржи крайне мало. Мы сделали попытку в какой-то мере восполнить отмеченные пробелы.

C. Linnaeus (1753) ассимилирующие пластинчатые образования у видов рода *Asparagus* принимал за листья. В XIX в., начиная с работы L. и A. Bravais (1837), многие ботаники, в их числе H. Wydler (1845), L. Čelakovský (1894), J. Reinke (1898), в XX в. F. Zweigelt (1913), K. Goebel (1932), A. Arber (1935), H. Guttenberg (1963), К. Г. Таманян (1975) и другие исследователи рассматривали их в качестве видоизмененных цветоножек, осей цимозного соцветия или стеблей вегетативных побегов. В XX же столетии вновь возродились представления о листовой природе ассимилирующих органов этих растений. Наиболее последовательно они отстаиваются в работах L. Buscalioni (1920—1921, цит. по: Arber, 1924, 1935), B. Stefanoff (1932), Ивановой (1942), которые гомологизируют их с листьями. Согласно Stefanoff, листовидные органы видов рода *Asparagus* морфологически соответствуют черешку лилейных; Иванова считает их возникшими «из луковичных чешуй» (с. 69) и гомологичными листовому влагалищу, а каждый пучок филлодиев она принимает за часть видоизмененной луковички. В учебной литературе (Культиасов, 1953; Guttenberg, 1963; Тахтаджян, 1966; Комарницкий и др., 1975; Васильев и др., 1978, и др.) фотосинтезирующие органы видов спаржи рассматриваются в качестве примера кладодиев или филлокладиев. Проведенные нами морфолого-анатомический и морфогенетический анализы ассимилирующих листовидных органов *A. sprengeri*, а также *A. plumosus* Bak., *A. asparagoides* (L.) Wight показали их осевую природу, поэтому в дальнейшем изложении мы будем говорить о филлокладиях.

Материал и методика

Онтоморфогенез и анатомию мы изучали на растениях, выращенных из семян в оранжереях Ботанического сада Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Кроме того, в наше распоряжение были предоставлены и другие виды *Asparagus* из Главного ботанического сада АН СССР. Анатомо-морфологические исследования проводили по общепринятой методике на постоянных и временных препаратах, срезы приготовляли от руки. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования и их обсуждение

На основании изучения структурных особенностей особей разного возраста условно выделили 7 фаз морфогенеза (рис. 1).

Зародыш зрелого семени (рис. 1, *А*), погруженный в массивный роговой эндосперм, дифференцирован на крупную семядолю, почечку и корешок.

Прорастание семени подземное. Первым появляется главный корень (рис. 1, *Б*). Гипокотиль у проростка развит слабо. Семядоля выполняет гаусториальную функцию. На вытягивающемся главном побеге развертываются мелкие (до 2 мм) чешуевидные бледно-зеленые листья (рис. 1, *В*, *В'*). Они треугольные, заостренные, с едва заметным мешковидным выростом в основании (рис. 2, *А*); по краю 2-слойные, близ единственной жилки число слоев увеличивается до 4—5. На абаксиальной поверхности листа, в средней части, имеются мелкие округлые устьица, их широкая устьичная щель ориентирована вдоль органа. В некоторых клетках встречаются рафиды оксалата кальция, в других — накапливается антоциан. Хлоренхима однородная, хлоропласты мелкие. Фотосинтезирующая функция листа непродолжительная, его клетки быстро теряют зеленую окраску, буреют; более длительное время хлоропласты заметны в замыкающих клетках устьиц. Описанная структура чешуевидных листьев сохраняется и у растений последующих возрастных периодов, но возможно появление дополнительных жилок.

Наличие удлиненного неразветвленного ортотропного главного побега с чешуевидными листьями и хорошо выраженного главного корня свойственно растениям первой фазы морфогенеза. В пазухе каждого листа в это время уже

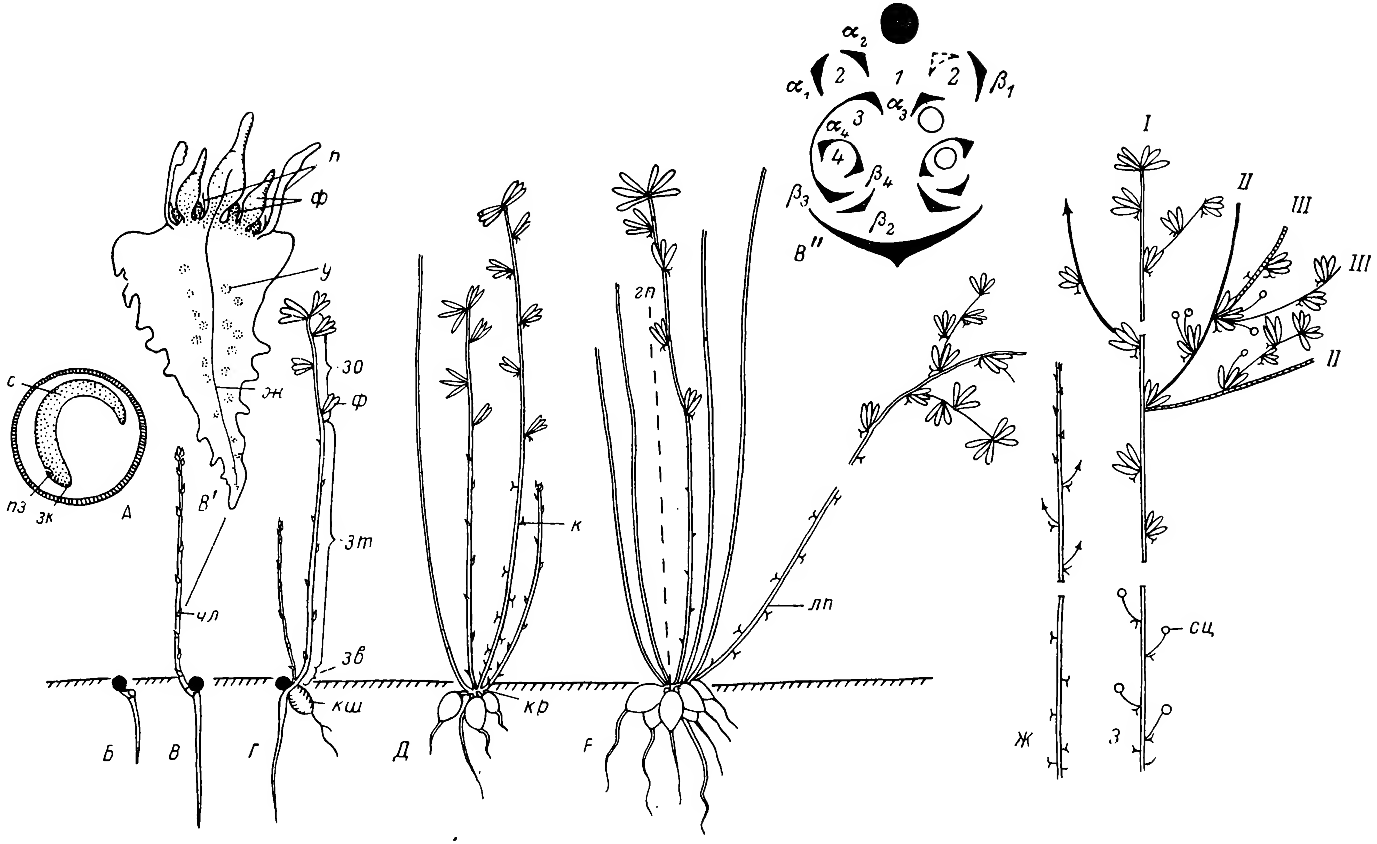


Рис. 1. Схемы возрастных состояний и фаз морфогенеза *Asparagus sprengeri*.

А — зародыш зрелого семени; *Б* — проросток; *В* — всход с чешуевидными листьями на главном побеге; *В'* — группа зачатков филлокладиев в пазухе отогнутого кроющего листа (профиллы частично удалены), *В''* — диаграмма этого аксиллярного комплекса (α_1 и β_1 — профиллы центральной (1-й) почки, α_2 и β_2, α_3 и β_3 и т. д. — почек последующих 2-, 3-, 4-го порядков; штриховыми линиями показаны редуцированные профиллы); *Г* — ювенильное растение; *Д* — имматурное; *Е* — взрослое вегетативное; *Ж*, *З* — удлиненные ветвящиеся побеги генеративных особей; *с* — семядоля, *пз* — почечка зародыша, *зк* — зародышевый корешок, *чл* — чешуевидный лист, *ф* — филлокладии, *п* — профиллы, *у* — устьице, *ж* — жилка, *кш* — корневая шишка, *зв* — зона возобновления, *зт* — зона торможения, *зо* — зона обогащения, *к* — колючка, *кр* — корневище, *гп* — отмерший главный побег, *лп* — лианоидный побег, *сц* — соцветие; *I* — магистральный побег; *II*, *III* — разновозрастные боковые удлиненные побеги двух аксиллярных комплексов; *точками* обозначены меристемы.

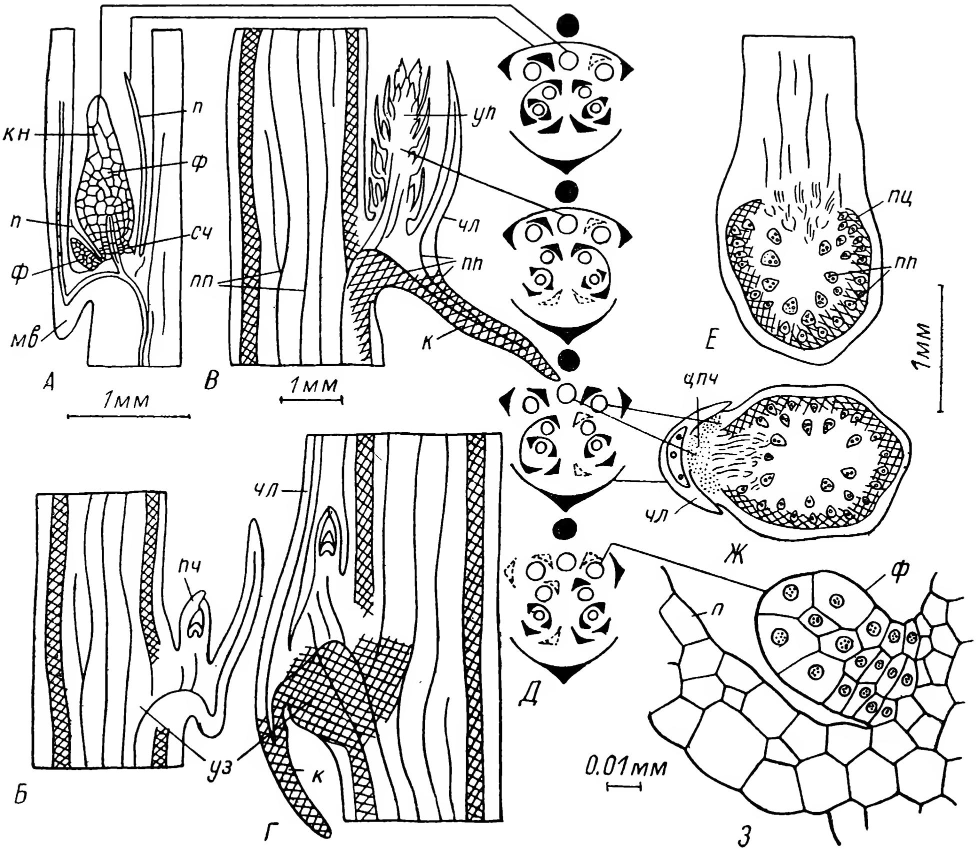


Рис. 2. Строение и заложение аксиллярного комплекса у *Asparagus sprengeri* (*А—В*, *Д—З*) и *А. plumosus* (*Г*).

А—Г — схемы продольных срезов узла магистрального побега с колючками, зачатками филлокладиев и вегетативных почек (*А* — срез прошел через филлокладии, *Б—Г* — через почки); *Д* — диаграммы аксиллярного комплекса (разные варианты); *Е*, *Ж* — схемы поперечных срезов стебля близ узла; *З* — зачаток филлокладия в пазухе профилла центральной почки аксиллярного комплекса; *кн* — верхушка конуса нарастания брахибласта, *мв* — мешковидный вырост чешуевидного листа, *сч* — сочленение, *уз* — узел, *пч* — почка, *цпч* — центральная почка, *уп* — удлиненный побег, *пп* — проводящий пучок, *пц* — перицикл; *косой штриховкой* показаны лигнифицированные ткани. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

имеются зачатки нескольких филлокладиев (рис. 1, *В*′), которые возникают в результате ветвления боковой почки (рис. 1, *В*″). Кроющий лист, прижатый к стеблю, предохраняет зачатки филлокладиев от механических повреждений и высыхания. Надежной защитой от последнего является и слизь, обильно выделяемая клетками всех аппендикулярных органов.

Конус нарастания главного побега после образования 14—15 метамеров прекращает свою деятельность. Междоузлия заметно удлиняются в результате интеркалярного роста. После его завершения на 4—5 верхних узлах отрастают филлокладии, что знаменует вступление растения во вторую фазу морфогенеза. В пределах побега четко выделяются 3 морфофизиологические, по W. Troll (1964), зоны: возобновления, торможения, обогащения (рис. 1, *Г*). На нижнем узле зоны обогащения обычно развертываются 2—3 филлокладия, на двух следующих — по 3—5; 2 самых верхних узла сближены и вместе несут 6 филлокладиев. Короткий гипокотиль несколько утолщен — это первое звено будущего корневища.

В следующей, третьей фазе морфогенеза происходит кущение (рис. 1, *Г*, *Д*). Первый побег формирования развивается из пазушной почки скрытого в почве надсемядольного узла. Он в общих чертах повторяет структуру и ритм развития главного. Последующие побеги формирования (6—7) отличаются несколько бо́льшим числом метамеров (до 20), но также сохраняют один ритм роста и остаются ортотропными. Корневая система смешанная. В основании каждого побега формирования развивается по одному клубневидному придаточному корню (корневой шишке).

В четвертой фазе морфогенеза при сохранении первых прямостоячих образуются более длинные (из 25—28 метамеров) побеги с признаками лианоидности (рис. 1, *Е*). Последние проявляются в быстром вытягивании междоузлий зоны торможения, полегании оси, образовании небольших колючек. Каждый лианоидный побег до закрепления на опоре проходит «поисковую» (Головач, 1973) фазу развития, наиболее отчетливо выраженную на первых этапах его морфогенеза, до развертывания филлокладиев. По завершении удлинения междоузлий происходит мезотонное ветвление с образованием удлиненных побегов обогащения и филлокладиев. В подземной сфере развивается относительно тонкое укороченное симподиальное корневище, состоящее из базальных участков надземных побегов. Корневая система смешанная. Придаточные корни в основании преобразованы в корневые шишки, достигающие 1—2 см в длину и 1—1.5 см в диаметре. По мере образования новых лианоидных побегов ортотропные побеги постепенно отмирают.

У растений пятой фазы морфогенеза все скелетные оси лианоидные, ветвящиеся до III—IV порядков, не считая почек аксиллярного комплекса. Образуются системы побегов формирования, в которых после некоторого периода ростового покоя из резервных почек вновь отрастают удлиненные побеги II—III порядков. Они обычно приурочены к узлам зоны обогащения, где есть ранее развернувшиеся филлокладии или наряду с ними и удлиненные побеги.

В этом возрастном состоянии хорошо развиты колючки, при помощи которых осуществляется закрепление побегов на опоре. Общепринято мнение, что колючка у видов рода *Asparagus* листового происхождения. Согласно Buscalioni (цит. по: Иванова, 1942) и Arber (1935), она — дериват пластинки, а Иванова (1942) считает ее производным влагалища листа, который внешне приобрел вид шпорца. Наши исследования показали, что у *A. sprengeri* колючка имеет более сложную морфологическую природу. В ее образовании участвуют в виде выроста узла ось, а также и базальная часть листа; это отчетливо выражено на ранних этапах органогенеза (рис. 2, *А—В*). У *A. plumosus* колючка формируется преимущественно из основания листа (рис. 2, *Г*).

Таким образом, наличие листьев только низовой формации, в основании переходящих в колючки, определяет, с одной стороны, быстрый рост магистральных лианоидных побегов, а с другой — закрепление их на опоре.

Растениям рассматриваемого периода свойственно разветвленное симподиально нарастающее укороченное корневище. Корневая система представлена придаточными корнями, имеющими локальные клубневидные утолщения.

У генеративных растений (шестая фаза морфогенеза) многочисленные лианоидные побеги сохраняют один ритм роста. С затуханием деятельности апикальных меристем при продолжающемся вытягивании междоузлий происходит их интенсивное ветвление. Первыми начинают отрастать боковые удлиненные побеги (рис. 1, *Ж*), несколько позднее развертываются филлокладии. Период интенсивного роста и ветвления сменяется покоем, по завершении которого в зоне обогащения магистрального и боковых побегов появляются соцветия. У «зрелых» генеративных особей они образуются и на узлах зоны торможения, включающей от 20 до 40 метамеров. Последняя, таким образом, становится зоной флорального обогащения (рис. 1, *З*). В случае же плотного расположения побегов в кусте и их взаимного затенения почки этой зоны остаются спящими.

Крупные аксиллярные комплексы у виргинильных и генеративных растений возникают в результате интенсивного внутрипочечного ветвления, которое протекает симподиально с образованием двойной извилины (рис. 1, *В''*; 2, *Д*). Характер почек, число (1—2) и степень развития профиллов различны; последние могут отсутствовать. Все элементы аксиллярного комплекса располагаются чрезвычайно скученно, что затушевывает их истинное происхождение, которое выявляется при детальном анализе аксиллярного комплекса в процессе его формирования и развития. Поведение почек одного узла обусловлено характером побега. На лианоидном магистральном побеге первой в аксиллярном комплексе раскрывается центральная почка, чаще она дает удлиненный побег, реже, на узлах близ его верхушки, — филлокладий, а в основании — соцветие.

Боковые почки II—III порядков реализуются, как правило, в филлокладии, а IV—V — в соцветия или удлиненные вегетативные побеги. На ростовых побегах II порядка первыми обычно развертываются филлокладии.

В постгенеративный период (седьмая фаза морфогенеза) наблюдаются понижение интенсивности побего- и корнеобразования, постепенная потеря растением способности к развертыванию удлиненных побегов обогащения.

Итак, основываясь на особенностях онто- и морфогенеза, *A. sprengeri* можно охарактеризовать как многолетнюю листолазающую лиану с удлиненными полиметамерными побегами, которые удерживаются на опоре посредством колючек, обладают одним ритмом роста, несут специализированные фотосинтезирующие органы — филлокладии. Корневище короткое, симподиальное, гипогеогенное. Корневая система «бахромчатая» (по терминологии И. С. Михайловской, 1981), придаточные корни в основании шишковидноутолщенные. Стабилизация основных признаков жизненной формы взрослого растения, включая его побеговую и корневую системы, достигается постепенно через ряд вышеотмеченных структурных перестроек.

В большом жизненном цикле можно выделить 4 возрастных периода: латентный, виргинильный, генеративный, сенильный. Описанные фазы морфогенеза соответствуют следующим возрастным группам, выделенным Т. А. Работновым (1950): первая — проросткам, вторая — ювенильным растениям, третья и четвертая — имматурным, пятая — взрослым вегетативным, шестая — генеративным, седьмая — сенильным особям.

Морфолого-анатомический анализ вегетативных органов растений разного возрастного состояния показал, что стебель удлиненного побега ребристый (4—5 ребер); эпидермальные клетки его крупные с утолщенными наружными стенками, замыкающие клетки устьиц несколько выступают над основными или располагаются на одном с ними уровне. Под эпидермой имеются 2—3 слоя крупноклеточной хлоренхимы, внутрь от нее находится кольцо склеренхимного перицикла. Коллатеральные проводящие пучки располагаются в 3—4 более или менее выраженных круга; внешние круги сближены и образованы относительно мелкими пучками, внутренний круг представлен 5—7 крупными медуллярными пучками (рис. 2, *Е*, *Ж*).

Каждый филлокладий отходит от стебля под прямым углом, трансверсально уплощен и внешне напоминает сидячий лист с линейной, цельнокрайной, остроконечной, в основании клиновидной «пластинкой», имеющей одну «жилку». Изучение последовательной картины развития аксиллярного комплекса показало, что филлокладий *A. sprengeri* — результат раннего изменения конуса нарастания бокового редуцированного побега, имеющего 1—2 элементарных метамера нередко со слабо развитыми пленчатыми листьями (профиллами). На самых ранних этапах морфогенеза в базальной части филлокладия четко видно сочленение — место будущего его отделения (рис. 2, *А*). Именно в этой особенности строения ассимилирующих органов видов рода *Asparagus* Stefanoff (1932) усматривал одно из доказательств их листовой природы. Однако наличие сочленения у осевого органа, взявшего на себя роль листа, на наш взгляд, вполне оправданно. Благодаря «веткопаду» уменьшается испаряющая поверхность растения в критические периоды его жизни. На заложение отделительного слоя в основании однолетних побегов афилльных растений пустынь указывала В. К. Василевская (1955). У *A. sprengeri* сочленение формируется выше узлов с профиллами и почками, отделяя метаморфизированный конус — филлокладий — от нижних метамеров брахибласта. Имеющиеся резервные зачатки филлокладиев обусловливают в дальнейшем компенсацию опавших фотосинтезирующих органов новыми, а также удлиняют период функционирования всей парцеллы, развивающейся из одного аксиллярного комплекса.

Метаморфоз бокового побега (брахибласта) в листовидный орган у видов рода *Asparagus* сопровождается его олигомеризацией, недоразвитием или редукцией листьев, ранним заложением и ветвлением пазушных почек, быстрым прекращением деятельности верхушечной меристемы (рис. 2, *З*), «перерождением» конуса нарастания (рис. 2, *А*), а зачастую и изменением характера симметрии (радиальной на билатеральную).

Филлокладий *A. sprengeri* в поперечном сечении овально-продолговатый (рис. 3, *А*). Эпидермальные клетки крупные, почти квадратные, со слегка выпуклыми утолщенными наружными стенками и прямыми антиклинальными, с тонким слоем цитоплазмы и большой центральной вакуолью (рис. 3, *Б*). Не исключено, что такая эпидерма, помимо защитной, способна выполнять и водозапасающую функцию. Устьица аномоцитные, расположены на обеих сторонах и приурочены к средней части филлокладия. Один, а в области жилки два субэпидермальных слоя сравнительно мелких клеток, богатых хлоропластами, можно рассматривать в качестве аналога «столбчатой» паренхимы. Значительную часть объема филлокладия занимают клетки с небольшим числом хлоропластов, они разделены крупными межклетниками и схизогенными полостями. Последние особенно отчетливо видны на продольных срезах, проведенных в медианной и трансверсальной плоскостях органа (рис. 3, *В*, *Г*). Возникновение их связано с быстрым прекращением делений внутренних клеток коровой паренхимы при продолжающемся линейном росте филлокладия. Наличие полостей весьма характерно для многих представителей рода *Asparagus* вне зависимости от их экологической приуроченности. Например, крупные полости имеются в широких листовидных филлокладиях *A. asparagoides*, произрастающего в африканских сухих полусаваннах и саваннах, а также во влажных лесах южного побережья, иногда на прибрежных песках, в горных лесах на высоте до 1300 м над ур. м. (Морщихина, 1973; Иванина, 1982). Сравнительно небольших размеров полости свойственны видам с короткими щетинистыми филлокладиями типа *A. plumosus* (рис. 3, *Д*, *Е*); их очень узкая 2-слойная первичная кора напоминает кранцевый тип мезофилла цилиндрических листьев пустынных растений, у которых развитие листа заканчивается очень рано, на стадии колонки без образования маргинальной меристемы. Однако *A. plumosus* встречается как в условиях недостаточного водоснабжения (саваннах и полусаваннах), так и во влажных тропических и субтропических лесах, поднимаясь в горах до 2100 м.

Следовательно, не только морфологические, но и анатомические структуры, возникшие в процессе глубоких адаптивных преобразований органа, могут быть достаточно устойчивыми в варьирующих условиях внешней среды. При этом в каждом отдельном случае одна и та же структура обеспечивает выполнение различных функций, т. е. проявляет присущую ей универсальность.

Проводящие пучки в жилке филлокладия *A. sprengeri* в числе 2—4 (рис. 3, *А*) располагаются в один круг, закрытые, коллатеральные, с V-образной ксилемой, обращенной в сторону склерофицированной сердцевины. Они отграничены от хлоренхимы 2-слойной паренхимной обкладкой, клеточные оболочки которой, оставаясь тонкими, со временем лигнифицируются. Наличие центрального цилиндра в известной мере подтверждает осевую природу рассматриваемого органа. В то же время круговое расположение пучков и отсутствие склерофицированного перицикла заметно отличают филлокладий от атактостелического стебля. Однако невыраженность стереома, на наш взгляд, не может служить отрицанием стеблевой природы ассимилирующего органа, как это полагал Stefanoff (1932), так как механическая нагрузка здесь гораздо меньше, чем у обычного удлиненного побега. К тому же у некоторых видов, отличающихся более ксероморфной организацией, например у *A. plumosus*, кольцо механической ткани в филлокладии хорошо развито (рис. 3, *Д*, *Е*).

Первичная кора, дифференцированная на столбчатую хлоренхиму, занимающую периферическое положение, и более рыхлую внутреннюю, аналогичную губчатой паренхиме листа, выполняет функции фотосинтеза, газообмена и транспирации. Возможна и ее водозапасающая роль, особенно в молодом, только что развернувшемся филлокладии; поддержание оводненности клеток обусловливается наличием слизей. Кроме того, такая структура с межклетниками может обеспечивать необходимую прочность органа при минимальном количестве строительного материала (Williams, Barber, 1961).

Укороченное корневище, сохраняя общий с наземным побегом план строения, имеет ряд существенных отличий, обусловленных подземным ростом, более продолжительным существованием, преобладанием функции запасания, наличием многочисленных придаточных корней, стимулирующих вторичное

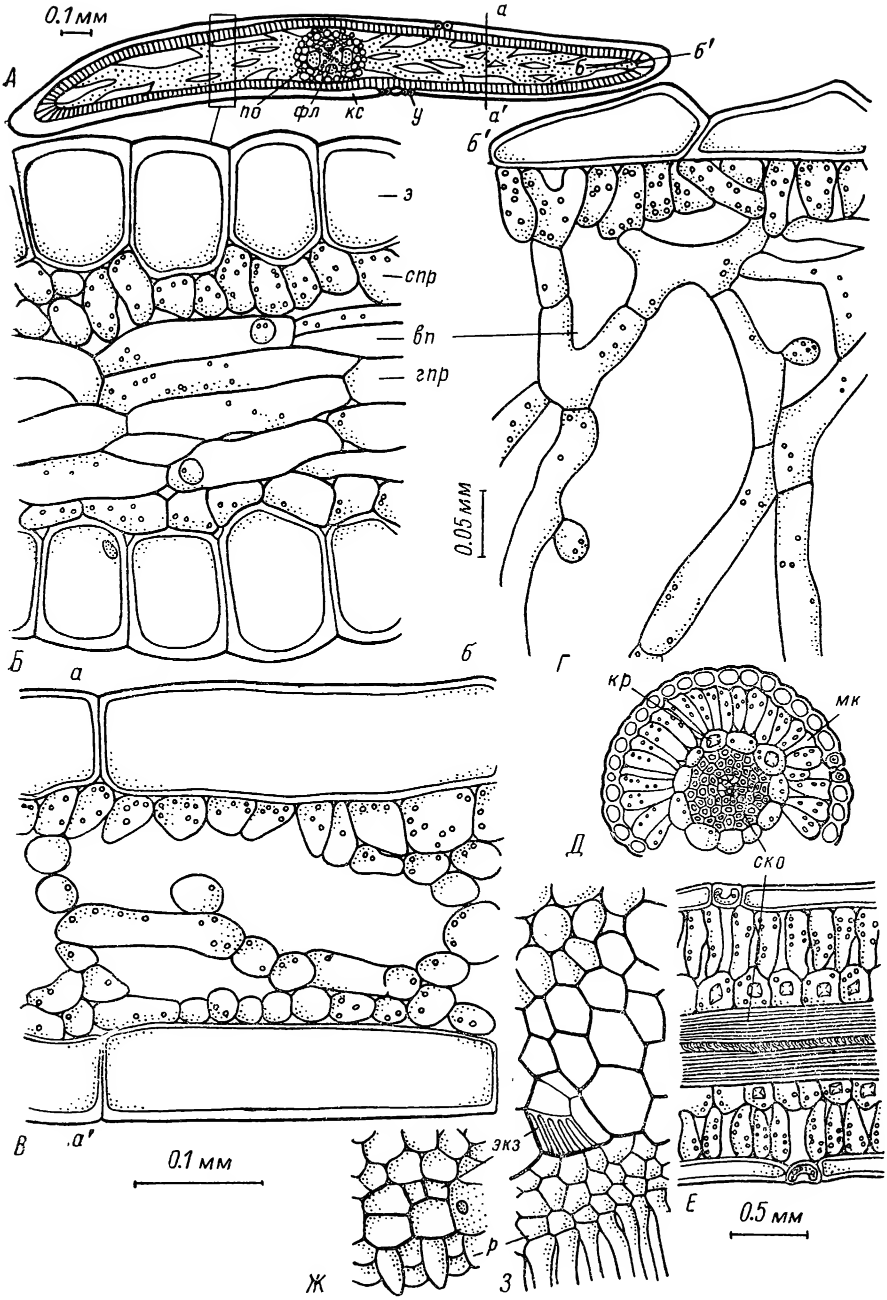


Рис. 3. Анатомическое строение филлокладия у *Asparagus sprengeri* (*А—Г*), *A. plumosus* (*Д*, *Е*) и периферической зоны корня *A. sprengeri* (*Ж*, *З*).

по — паренхимная обкладка, *фл* — флоэма, *кс* — ксилема, *у* — устьице, *э* — эпидерма, *спр* — столбчатая паренхима, *гпр* — губчатая паренхима, *вп* — воздушная полость, *кр* — кристалл оксалата кальция, *мк* — межклетник, *ско* — склеренхимная обкладка, *экз* — экзодерма, *р* — ризодерма; *аа'*, *бб'* — плоскости проведения продольных срезов.

утолщение. Картина поперечного среза корневища *A. sprengeri* весьма сходна с таковой многолетних стеблей древовидных лилейных. На периферии длительное время сохраняются остатки первичной коры, под ними расположены слои суберинизированных клеток «перидермы». Глубже находится меристематическое «кольцо» (производное перицикла), прямоугольные клетки которого плотно сомкнуты и образуют радиальные ряды, как и клетки в камбиальной зоне двудольных растений. В результате деятельности этой меристемы формируется зона вторичного утолщения. Она представлена концентрическими амфивазальными и коллатеральными проводящими пучками, окруженными паренхимными клетками с утолщенными одревесневшими оболочками. В центральной части корневища среди тонкостенных клеток основной паренхимы расположены без видимого порядка коллатеральные пучки.

Молодой корень уже в зоне роста имеет хорошо различимые ризодерму и примыкающую к ней экзодерму с пропускными клетками, находящиеся в фазе начальной дифференциации (рис. 3, *Ж*). В зоне поглощения обе ткани достигают полного развития (рис. 3, *З*). Ризодерма представлена 2—4 слоями сравнительно мелких клеток; в наружном слое выделяются трихобласты, образующие корневые волоски. Экзодерма также из однослойной стала многослойной и отличается более крупными размерами клеток, оболочки которых, оставаясь тонкими, претерпевают слабую суберинизацию и лигнификацию. Подобные химические изменения со временем испытывают и клеточные стенки ризодермы. В литературе есть указания о формировании на корнях у представителей рода *Asparagus* веламена, сходного с таковым у орхидных (Goebel, 1922; Раздорский, 1949; Mulay, Deshpande, 1959; Васильев и др., 1978). Исходя из особенностей строения периферических клеток корня, можно подтвердить наличие веламена и допустить, что в поглощении и накапливании воды у видов рода *Asparagus* наряду с ризодермой участвует и экзодерма, мертвые клетки которой имеют спиральные утолщения оболочек, предохраняющие их от деформации при подсыхании.

Мезодерма корня крупноклеточная, оболочки внутренних рядов клеток толстые, одревесневшие. Эндодерма с подковообразными утолщениями клеточных стенок. Перицикл состоит из одного слоя тонкостенных паренхимных элементов. Стела полиархная. Центральная часть ее представлена склеренхимой.

Корневая шишка отличается мощно развитой первичной корой, в которой нет толстостенных элементов. Эндодерма остается на первой стадии развития. Внутренняя часть центрального цилиндра образована тонкостенной паренхимой, лишь на границе с первичной ксилемой некоторые клетки выделяются утолщенными одревесневшими оболочками. Обильная паренхима служит местом запасания преимущественно воды и сахаров. В небольшом количестве присутствуют слизи, встречаются мелкие жировые капли, крахмальные зерна, много рафид оксалата кальция. Не исключено, что во всех вегетативных органах *A. sprengeri*, подобно другим видам рода, среди которых есть лекарственные растения, содержатся также сапонины, аспарагин, глюкозид кониферин, витамины А, В, С (Хайдав, Меньшикова, 1978).

Подводя итоги сказанному, отметим следующее.

1. Адаптация *A. sprengeri* к аридным условиям проявилась в своеобразии ее морфолого-анатомической структуры: в редукции листьев срединной формации и компенсации их филлокладиями, в образовании колючек, корневых шишек, развитии веламена, водоносных тканей и т. д. Возникновение специализированных органов и особого ритма их развития способствовало поддержанию функциональной устойчивости растений этого вида в суровых условиях существования и тем самым позволило занять другие экологические ниши, отличные от тех, в которых у исходных форм эти структуры сформировались.

2. Осевая природа листовидного органа у видов рода *Asparagus* подтверждается характером и последовательностью заложения почек в аксиллярном комплексе, возможностью развития из каждой почки как лианоидного побега и соцветия, так и филлокладия, особенностями морфогенеза и анатомии последнего. Вариабельность в поведении почек одного аксиллярного комплекса определяется тем, что в каждый отдельный отрезок времени реализуется лишь часть общей генетической программы развития. Это в свою очередь повышает надежность биологической организации растения (Шмальгаузен, 1964, 1982).

3. Трансформация бокового побега в филлокладий сопровождалась частичной, а в некоторых случаях практически полной его деметамеризацией. При этом филлокладий будучи метаморфизированным конусом нарастания сильно укороченного побега приобрел ряд специализированных черт структурной организации, отличающих его как от стебля, так и от листа; наличие же резерва почек на нижних метамерах брахибласта обеспечивает восстановление фотосинтезирующих органов взамен утраченных.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. Особенности строения афилльных ксерофитов. — Изв. АН ТССР, 1955, № 3, с. 53—60. — *Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И.* Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 480 с. — *Головач А. Г.* Лианы, их биология и использование. Л.: Наука, 1973. 259 с. — *Иванина Л. И.* Семейство спаржевые (*Asparagaceae*). — В кн.: Жизнь растений, т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 155—169. — *Иванова Н. А.* Ассимилирующие органы триб *Asparageae* и *Rusceae*. — Бот. журн., 1942, т. 27, № 3—4, с. 48—75. — *Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А.* Ботаника. Систематика растений. М.: Просвещение, 1975. 608 с. — *Культиасов М. В.* Ботаника, т. 1. М.: Сов. наука, 1953. 588 с. — *Михайловская И. С.* Корни и корневые системы растений. Науч.-метод. пособие для слушателей ФПК. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1981. 136 с. — *Морщихина С. С.* Семейство *Asparagaceae* Juss. — В кн.: Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР. Л.: Наука, 1973, с. 191. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1950, вып. 6, с. 7—207. — *Раздорский В. Ф.* Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949. 524 с. — *Таманян К. Г.* — К анатомическому исследованию кладодиев некоторых представителей рода *Asparagus* L. — Биол. журн. Армении, 1975, т. 28, № 5, с. 69—74. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 608 с. — *Хайдав Ц., Меньшикова Т. А.* Лекарственные растения в монгольской медицине. Улан-Батор: Изд-во АН МНР, 1978. 191 с. — *Шкорбатов Г. Л.* Основные черты адаптации биологических систем. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 2, с. 131. — *Шкорбатов Г. Л.* К построению общей теории адаптации. — Журн. общ. биол., 1982, т. 43, № 6, с. 775—798. — *Шмальгаузен И. И.* Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964. 132 с. — *Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — Избр. труды. М.: Наука, 1982. 383 с. — *Arber A.* *Myrsiphyllum* and *Asparagus*: a morphological study. — An. Bot., 1924, vol. 38, № 152, p. 635—659. — *Arber A.* The «needles» of *Asparagus* with special reference to *A. sprengeri* Rgl. — An. Bot., 1935, vol. 49, № 191, p. 337. — *Bernatsky J.* Das *Ruscus*-Phyllokladium. — Bot. Jahrb., 1905, Bd 34, Hf 2, S. 161—177. — *Bravais L.* et *A.* Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. — An. Sci. Nat. Bot., Sér. 2, 1837, vol. 7, p. 11—42. — *Čelakovský L. J.* Ueber die Kladodien der Asparageen. — Bot. Jahrb., 1894, Bd 18, Hf 1, S. 30—34. — *Goebel K.* Erdwurzeln mit Velamen. Flora, N. F., 1922, Bd 15, S. 1—26. — *Goebel K.* Organographie der Pflanzen, Teil 3. Jena: G. Fischer, 1932, S. 1379—1820. — *Guttenberg H., von.* Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin: Akademie Verlag, 1963. 735 S. — *Linnaeus C.* Species plantarum, vol. 1. Holmiae, 1753. 560 p. — *Mulay B. N., Deshpande B. D.* Velamen in terrestrial monocots. 1. Ontogeny and morphology of velamen in the *Liliaceae*. — J. Ind. Bot. Soc., 1959, vol. 38, № 3, p. 383—390. — *Reinke J.* Die Assimilationsorgane der Asparageen. — Jahrb. Wiss. Bot., 1898, Bd 31, Hf 1, S. 207—272. — *Stefanoff B.* Ueber das morphologische Wesen der Phyllokladien bei *Asparagus* L. — Bul. Soc. Bot. Bulgarie, 1932, Bd 5, № 63, S. 163. — *Troll W.* Die Infloreszenzen. Bd 1. Jena: G. Fischer, 1964. 615 S. — *Williams W. T., Barber D. A.* The functional significance of aerenchyma in plants. — Soc. Exp. Biol. Symp., 1961, vol. 15, p. 132—144. — *Wydler H.* Morphologische Beiträge. Ueber die sogenannten Blätterbüschel von *Asparagus*. — Flora, 1845, Bd 2, N 30, S. 470—473. — *Zweigelt F.* Was sind die Phyllokladien der Asparageen? — Oesterr. Bot. Zeitschr., 1913, Bd 63, № 6, S. 313—408.

Московский государственный университет. Поступило 10 VIII 1983.

SUMMARY

The whole life cycle of leaf-climbing liana *Asparagus sprengeri* the main features of its morphogenesis, and anatomy of vegetative organs have been studied. Four periods and seven phases of morphogenesis have been established. Axillary complex is shown to be of great importance in the maintenance of the functional activity of the whole system of formative shoot. Its development follows the double bend type. The leaf nature of the spine and the axial nature of the phylloclade were proved. The latter, being the modified apex of the very short shoot, has accouired some features of structural organization of a higher level, that distinguish it from both the stem and leaf. In *Asparagus sprengeri* exodermis has been shown to participate in the formation of «velamen», alongside with rhizodermis.

ТОМ 70 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1985, № 3

УДК 581.9 : 631.445.52 : 581.526.33 : 581.526.53 (47+57)

Н. И. Никольская

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СОЛОНЧАКОВ НА ТЕРРИТОРИИ СТЕПНОЙ И ПУСТЫННОЙ ОБЛАСТЕЙ В ПРЕДЕЛАХ СССР

N. I. NIKOLSKAYA. DISTRIBUTION PATTERN OF SOLONCHAK VEGETATION IN STEPPE AND DESERT AREAS OF THE USSR

Приводится характеристика зональных и частично региональных особенностей растительности солончаков степной и пустынной областей в пределах СССР. Отмечаются сложность структуры растительного покрова засоленных местообитаний и происходящие в связи с различными географическими условиями изменения в составе сообществ, сочетающихся с ценозами, приуроченными к солончакам. В основу работы положены результаты многолетних экспедиционных исследований, изучение ареалов галофильных видов и их ценозов, а также сведения, содержащиеся в литературе.

Одним из слагаемых растительного покрова степной и пустынной областей является растительность солончаков. Солончаки широко распространены на территории с аридным и субаридным типом климата. Они простираются едиными массивами на десятки и сотни километров, как это мы наблюдаем в северо-восточном Прикаспии (соры Мертвый Култук, Кайдак), или встречаются небольшими участками, но являются характерными для рассматриваемой территории.

Растительность и ее распределение на солончаках в основном обусловливаются составом солей, содержащихся в почве, их концентрацией, а также характером увлажнения. Но на нее не могут не влиять также исторические процессы во флоре и растительном покрове и такие составляющие географической среды, как климат, рельеф и т. п.

Ареалы растений, обитающих на солончаках, занимают обширные площади, а характер солончаковой растительности в связи с общими и региональными изменениями трансформируется очень постепенно и в отношении слагающих ее формаций неравномерно. Это служило основанием для отнесения растительности солончаков в течение длительного времени к интразональной, хотя самим засоленным почвам, как это установлено почвоведами для территории СССР (Ковда, 1946, 1947), свойственны зональные и региональные черты.

Известно, что растительность солончаков имеет ярко выраженные региональные отличия в общепланетарном масштабе (Chapman, 1960). В пределах нашей страны она также не остается однородной. Изменяется состав сообществ, образующих с ценозами, приуроченными к солончакам, различные типы гетерогенного растительного покрова.

Еще ранее исследователи обращали внимание на то, что солончаковая растительность изменяется в связи с различными географическими условиями (Коровин, 1934, 1961; Крюгер, 1936; Келлер, 1940). Однако разграничение ее на зональные и региональные типы долгое время отсутствовало. В последние годы уже многое сделано в этом направлении для растительности солонцов и солончаков европейской части СССР. Так, в пределах Украины Г. И. Билык (Білик, 1963) установил различия в растительном покрове солончаков, расположенных в разных природных условиях (лесостепь, степь). Е. М. Лавренко (1980а) расчленил многолетнесолянковые пустыни на солончаках европейской территории на три географических варианта: северопричерноморский, северотуранский и южнотуранский. Для территории азиатской части СССР такие работы отсутствовали. Исключением являются сведения, касающиеся растительности солончаков в связи с приуроченностью к зональным полосам на территории плато Устюрт (Сафронова, Востокова, 1982).

На основании наших многолетних экспедиционных работ, охвативших обширные пространства степей и пустынь азиатской части СССР в пределах Казахского мелкосопочника, центрального и юго-восточного Казахстана, п-ова Мангышлак, Прикаспийской низменности, юго-восточной, южной и западной Туркмении и южных районов Узбекистана, а также изучения опубликованных сведений о растительности солончаков (Крюгер, 1925, 1929, 1936; Келлер, 1940; Родин, 1956, 1961, 1963; Коровин, 1961; Акжигитова, 1973, 1982, и др.) мы установили зональные, а для части территории и региональные различия солончаковой растительности.[1]

Известно, что в Евразиатской степной области солончаки встречаются и в лесостепи, и на степных пространствах. На территории лесостепи Евразии, согласно описаниям галофитной растительности в работах В. Ф. Семенова (1924—1925), Л. А. Петровой-Трефиловой (1925), В. И. Баранова (1927), В. А. Крюгера (1936), Билыка (Білик, 1937, 1939, 1963), Е. В. Вандакуровой (1950), Е. М. Лавренко (1956, 1980б), И. В. Борисовой и др. (1957), Т. А. Вагиной (1962, 1963), М. И. Котова (1966) и других исследователей, в качестве основных ценозообразующих растений на солончаках выступают голарктические виды *Salicornia europaea* L. и *Triglochin maritimum* L., виды родов *Suaeda*, *Halimione* и др. Преобладают травянистые растения. Однако при сохранении некоторой общности солончаковой растительности намечаются определенные различия в ее флористическом и ценотическом составах на территории лесостепи европейской и азиатской частей СССР. Кроме того, галофитная растительность в азиатской части получила гораздо более широкое развитие по сравнению с европейской.

В Восточноевропейской лесостепной провинции солончаки формируются в ее южной части (Лавренко, 1980б).[2] Они встречаются здесь нечасто, небольшими участками на пониженных террасах рек и не переходят на водораздельные пространства, для которых в Европе не характерны засоленные почвы. Растительность солончаков европейской лесостепи в пределах СССР можно рассматривать как восточноевропейский тип. В качестве ценозообразователей его формируют виды, обладающие чаще всего обширными ареалами — *Salicornia europaea*, *Suaeda prostrata* Pall. (средиземный вид, имеющий ограниченное распространение в Средиземноморье и Передней Азии), *Halimione pedunculata* (L.) Aell. (западнопалеарктический вид) и др. Эти виды могут формировать одновидовые ценозы, а также ценозы с участием палеарктического вида *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., однолетних видов сем. *Chenopodiaceae* и др. На солончаках и влажных лугово-солончаковых почвах распространены сообщества *Triglochin maritimum*. Они могут быть одновидовыми или с участием солончаковых и лугово-солончаковых растений *Juncus gerardii* Loisel., *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz., *Scorzonera parviflora* Jacq. Реже встречаются сообщества *Halimione verrucifera* Bieb. (ирано-туранский вид, свойственный также Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразиатской степной области и Джунгарской подпровинции пустынной области). В Предуральской лесостепи на солончаках появляется восточный вид с казахстанско-северотуранско-центральноазиатским ареалом — *Suaeda corniculata* (C. A. Mey.) Bunge.

На территории европейской лесостепи ценозы солончаков образуют растительный покров сложной структуры. В его строении принимают участие галофитные разнотравно-осоково-злаковые и разнотравно-злаковые луговые сообщества с доминированием *Puccinellia distans*, *Agrostis stolonifera* L., *Poa angusti-*

---

[1] Мы не рассматриваем растительность солончаков островных степей Центральной и Восточной Сибири.

[2] Мы использовали единицы ботанико-географического районирования, разработанного Е. М. Лавренко (1962, 1965, 1970) для территории Евразиатской степной и Афро-Азиатской пустынной областей.

folia L., *Carex diluta* Bieb., *Juncus gerardii*, *Plantago salsa* Pall., *Tripolium vulgare* Nees, *Artemisia santonica* L.

К востоку от Уральских гор природные условия в пределах лесостепной зоны резко меняются. Большим пространствам Западно-Сибирской низменности свойственны засоленные грунты, слабый дренаж, обилие соленых озер и блюдцеобразных углублений, весной наполняющихся водой. Эти факторы и множество других обстоятельств определяют здесь широкое распространение даже на водоразделах засоленных почв, которые вместе с зональными создают почвенный покров сложной структуры.

В пределах Западносибирской лесостепной провинции солончаки характерны для средней и южной лесостепи, где они чаще всего расположены на берегах озер, в межгривных понижениях и по краям осоковых болот, приуроченных к западинам на равнинах. Растительность этих почв образуют сообщества западносибирского типа, ценозообразователями которых являются как большинство видов, произрастающих в европейской лесостепи — *Salicornia europaea*, *Halimione verrucifera* и другие виды, так и не встречающиеся там северотуранско-казахстанские виды *Artemisia nitrosa* Web. ex Stechm., *Puccinellia tenuissima* Litv. ex Krecz., *Suaeda corniculata* (проникает незначительно к западу от Уральских гор) и др. В ценозах, образуемых этими видами, встречаются *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, *L. corralloides* (Tausch) Lincz., *Saussurea salsa* (Pall.) Spreng., *Petrosimonia litwinowii* Korsh. и многие другие. Солончаковые сообщества обычно расположены среди солонцово-солончаковых и солончаковых лугов из *Alopecurus arundinaceus* Poir., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *Puccinellia tenuissima*, *P. distans*, *Plantago cornuti* Gouan. В таких лугах часто присутствуют *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Artemisia laciniata* Willd., *A. nitrosa*, *A. rupestris* L., *Limonium gmelinii*, *Plantago salsa*, *Galatella biflora* (L.) Nees и другие виды. Некоторые из них растут и на солончаках. Сообщества солончаков, характерные для лесостепи, встречаются также и на севере степных пространств. Это явление относится как к европейской (Білик, 1963), так и к азиатской частям СССР.

На территории настоящих степей в качестве доминантов продолжают выступать виды, распространенные на лесостепных солончаках, но происходит значительное обогащение галофильного флористического комплекса, и главным образом за счет видов сем. *Chenopodiaceae*. Большую ценозообразующую роль начинает играть средиземный вид *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb., увеличиваются число видов рода *Petrosimonia* и их значение в строении ценозов, появляются новые виды родов *Suaeda*, *Atriplex*, виды родов *Salsola*, *Crypsis*, *Tamarix* и др. Возрастает значение полукустарничков.

В пределах настоящих степей выделяются два географических варианта солончаковой растительности — северопричерноморский (Лавренко, 1980а) и казахстанский. К первому типу относится растительность солончаков Причерноморской степной провинции, где засоленные почвы распространены на низменности вдоль берегов Азовского моря, на северных побережьях Черного моря, в долине Маныча. Северопричерноморские галофитные сообщества по сравнению с сообществами, расположенными восточнее, отличаются обедненным флористическим составом. В них доминируют *Halocnemum strobilaceum*, *Halimione verrucifera*, *Salicornia europaea*, *Artemisia santonica*, *Suaeda prostrata*, *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv. (северотуранско-причерноморско-казахстанский вид), *Puccinellia fominii* Bilyk (паннонско-причерноморский вид) и др. Во многих сообществах в качестве содоминантов выступают виды родов *Limonium*, *Puccinellia*, *Frankenia hirsuta* L. и др. Солончаковые сообщества или входят в состав комплексов с участием сообществ с доминированием *Elytrigia elongata* (Host) Nevski, *Artemisia santonica*, видов родов *Puccinellia*, *Carex*, а также *Artemisia taurica* Willd и других видов, или являются членами экологических рядов (Махов, Лавренко, 1927; Лавренко, Десятова-Шостенко, 1928; Лавренко, 1980; Левіна, 1929; Білик, 1963, и др.).

На степной территории Казахстана солончаки встречаются на террасах и в дельтах рек, в озерных котловинах, вблизи выходов родников, при близком к поверхности залегании засоленных пород. Растительность этих почв представлена казахстанским типом. Основными ценозообразователями является большинство видов, произрастающих в европейской части степной области, — *Halocnemum strobilaceum*, *Halimione verrucifera*, *Salicornia europaea* и другие виды, но доминируют также и виды, не свойственные этой территории, — *Suaeda corniculata*, *Petrosimonia brachyphilla* (Bunge) Iljin и *P. litwinowii* (последние два вида имеют северотуранско-казахстанские ареалы). Активная роль принадлежит отсутствующему в Европе *Camphorosma lessingii* Litv. Он образует ценозы преимущественно на пространствах степей Казахстана и пустынь Северного Турана, но проникает также в Закавказье, Переднюю Азию и Джунгарию. Очень часто на солончаках встречаются *Plantago salsa* (панамерикано-евразиатский вид), *Saussurea salsa* (ирано-туранский вид, проникающий в Евразиатскую степную область), *S. turgaiensis* Fedtsch. (казахстанско-туранский вид). На степной территории Казахстана появляются *Kalidium foliatum* (Pall.) Moq. (казахстанско-северотуранско-центральноазиатский вид) и *Suaeda physophora* Pall. (ирано-туранский вид, заходящий в Заволжско-Казахстанскую провинцию Евразиатской степной области и Джунгарскую подпровинцию Афро-Азиатской пустынной области). Однако в степной области их сообщества встречаются редко и основное свое развитие получают южнее, в пустынной области. По составу формаций растительность солончаков в пределах степных пространств Казахстана почти не меняется, но по мере продвижения с севера на юг увеличивается разнообразие растительных сообществ.

На рассматриваемой степной территории Казахстана растительный покров засоленных почв так же, как и в лесостепи, неоднороден. Солончаковые сообщества сочетаются с сообществами, в которых господствуют *Artemisia nitrosa* и галофильные злаки, не свойственные в основном Причерноморской степной провинции, — *Puccinellia tenuissima*, *P. dolicholepis*, *Hordeum brevisubulatum*, *H. bogdanii* Wilensky, *Leymus angustus* (Trin.) Pilg. В них встречаются *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Galatella punctata* (Waldst. et Kit.) Nees, *Limonium gmelinii*, виды рода *Artemisia* и др. В полосе сухих типчаково-ковыльных степей и южнее галофитный растительный покров формируют солончаковые ценозы, сочетающиеся как с перечисленными выше сообществами, так и с ценозами *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski (восточносредиземный вид) и *Atriplex cana* C. A. Mey. (казахстанско-туранский вид, произрастающий также в пустынях Джунгарии). В полосе опустыненных полынно-ковыльных степей к ним добавляются ценозы *Artemisia schrenkiana* Ledeb. — вида, встречающегося в восточной части Заволжско-Казахстанской провинции степной области Евразии и Северотуранской провинции Афро-Азиатской пустынной области.

Для иллюстрации характера пространственной организации растительности засоленных почв и положения ее в рельефе предлагаем экологический профиль, проложенный на территории сухих типчаково-ковыльных степей в пределах Казахского мелкосопочника у подножия гор Жалтас (рис. 1).

На территории Афро-Азиатской пустынной области пространства, занятые солончаками, увеличиваются. Большие массивы их сосредоточены в Прикаспийской низменности, на побережьях Каспийского и Аральского морей, формируются они в озерных депрессиях, в долинах рек, окаймляют их дельты, обычны вдоль пересохших русел, распространены везде, где к поверхности почвы близко подходят сильно минерализованные грунтовые воды.

Сведения о галофитной растительности пустынь содержатся в трудах многих специалистов (Кнорринг, Минквиц, 1912, 1913; Коровин, 1934, 1961; Закиров, 1947; Кубанская, 1949, 1956, 1980; Катышевцева, 1957, 1960; Акжигитова, 1959, 1973, 1982; Рустамов, 1962; Родин, 1963; Гранитов, 1967; Пратов, 1970; Аллаяров, 1974, и др.). Растительность солончаков пустынной области характеризует в значительной степени обогащенный флористический состав по сравнению с галофитной флорой степной территории. Растительный покров солончаков, расположенных в пределах пустынь, слагают многие доминанты, свойственные солончакам степной области. Огромные площади в пустынях заняты характернейшим видом солончаков *Halocnemum strobilaceum*. Ценозообразователями и в степной, и в пустынной областях являются *Salicornia europaea*, виды родов *Suaeda*, *Petrosimonia* и др. Но растительность солончаков на территории пустынь существенно отличается от растительности таких же почв, расположенных в степной области. Только на территории пустынь произрастают

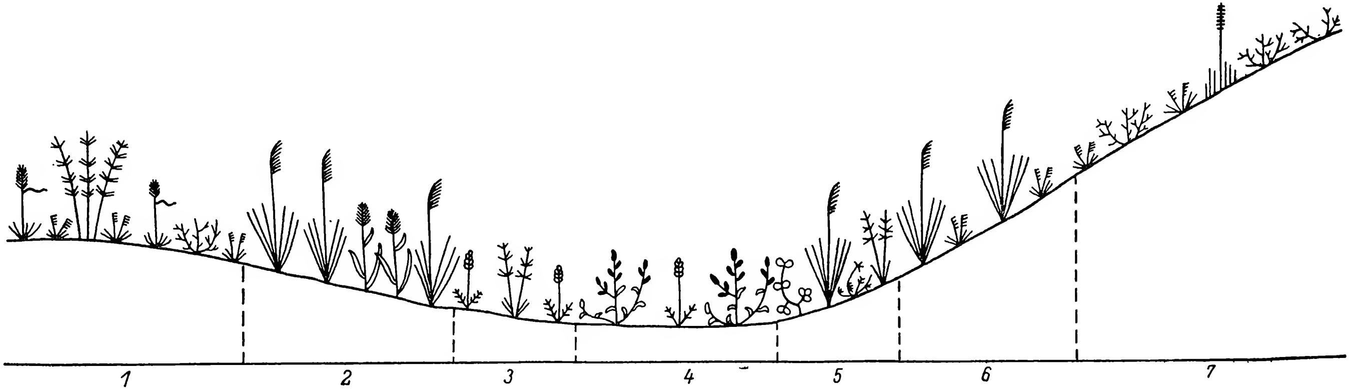


Рис. 1. Экологический ряд сообществ в депрессии у подножия гор Жалтас (в 45 км к северо-северо-западу от пос. Егенды-булак Карагандинской обл.).

Сообщества: *1* — холоднополынно-типчаково-тырсовые (*Stipa capillata*, *Festuca sulcata*, *Artemisia frigida*) с *Caragana pumila* в комплексе с ломкоколосниково-холоднополынно-типчаковыми (*Festuca sulcata*, *Artemisia frigida*, *Psathyrostachys juncea*); *2* — чиевые (*Achnatherum splendens*) в комплексе с тростниково-чиевыми (*Achnatherum splendens*, *Phragmites australis*); *3* — бескильницево-селитрянополынные (*Artemisia nitrosa*, *Puccinellia tenuissima*); *4* — селитрянополынно-поташниковые (*Kalidium foliatum*, *Artemisia nitrosa*) и открытые группировки *Kalidium foliatum* с единичным участием *Salicornia europaea*, *Suaeda acuminata* и *Ofaiston monandrum*; *5* — галофитнозлаково-полукустарничковые (*Artemisia nitrosa*, *Halimione verrucifera*, *Camphorosma lessingii*, *Puccinellia tenuissima*, *Achnatherum splendens*); *6* — типчаково-чиевые (*Achnatherum splendens*, *Festuca sulcata*); *7* — типчаково-холоднополынные (*Artemisia frigida*, *Festuca sulcata*) с *Psathyrostachys juncea* и *Kochia prostrata*.

такие ценозообразующие растения солончаков, как ирано-туранско-центральноазиатский вид *Halostachys caspica* (Bieb.) С. А. Mey., ирано-туранские виды *Salsola dendroides* Pall. и *Suaeda microphylla* Pall. (последний встречается также в Джунгарской подпровинции Афро-Азиатской пустынной области). Из однолетников господствующее положение на засоленных почвах занимают виды рода *Climacoptera*, часто аспектирующие на больших пространствах. Этот род связан с пустынями и имеет лишь отдельных представителей, проникающих в южную часть степей. Только в пустынях встречаются галофильные роды *Halopeplis*, *Halimocnemis*, *Bienertia*, *Alexandra*, *Borszczowia*, *Seidlitzia*, многие виды родов *Suaeda*, *Salsola* и др. На солончаках пустынь широко распространены ценозы видов рода *Kalidium*, который представлен здесь и бо́льшим числом видов, чем в степной области.

Растительность солончаков пустынной области в свою очередь расчленяется на северотуранский и южнотуранский типы. Северотуранский тип солончаковой растительности приурочен к Северотуранской провинции Афро-Азиатской пустынной области и занимает там большие пространства. Ему свойственны как виды, произрастающие только в пустынях, так и виды, распространенные и на территории степей. Кроме сарсазановых и солеросовых, обычны ценозы *Halimione verrucifera*, *Suaeda physophora*, *Kalidium foliatum*, *K. caspicum* (L.) Ung.-Sternb., *Camphorosma lessingii*, видов рода *Petrosimonia*. Активная роль принадлежит ирано-туранским видам *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch., *C. lanata* (Pall.) Botsch., туранскому виду *C. brachiata* (Pall.) Botsch., казахстанско-северотуранскому *Salsola foliosa* (L.) Schrad., северотуранскому виду *Suaeda linifolia* Pall. (все они, за исключением *Climacoptera crassa*, отмечены также в Джунгарской подпровинции Афро-Азиатской пустынной области). Распространены на солончаках сообщества восточносредиземного вида *Suaeda heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge и *S. corniculata*. Есть районы, где широко представлены ценозы северотуранского вида *Kalidium schrenkianum* Bunge. В Северотуранской провинции появляются сообщества *Halostachys caspica* и *Suaeda microphylla*, играющие большую роль в долинах рек Амударьи, Или, Чу, но получающие большее распространение на территории южных пустынь.

Растительный покров засоленных почв, так же как и в других регионах, редко бывает однородным. Он имеет сложную пространственную структуру. Ценозы перечисленных солончаковых растений встречаются в сочетании с сообществами *Anabasis salsa* (С. А. Mey.) Benth. (в их составе нередки однолетние солянки — виды родов *Suaeda*, *Climacoptera* и другие виды и эфемеры — *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach, *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski и др.), *Atriplex cana* (часто с участием *Suaeda physophora*, *Limonium suffruticosum* (L.) O. Kuntze, однолетних солянок и др.), видов рода *Aeluropus*, а в долинах рек, котловинах озер, в межсопочных понижениях с сообществами *Achnatherum splendens*.

Южнотуранский тип солончаковых сообществ формируется на территории Южнотуранской провинции Афро-Азиатской пустынной области. В его составе отсутствуют многие ценозообразователи северотуранских солончаков: *Halimione verrucifera*, *Kalidium foliatum*, *K. schrenkianum*, *Suaeda physophora*, *Camphorosma lessingii*, исчезает *Salsola foliosa* и многие другие виды. Резко уменьшается число видов рода *Petrosimonia* и других родов. Здесь на солончаках часто встречаются сообщества следующих кустарников и полукустарничков: *Halostachys caspica*, *Suaeda microphylla*, *Salsola dendroides*, *Kalidium caspicum*, хотя продолжают господствовать сарсазанники. Появляются южные виды рода *Artemisia*. В юго-восточной Туркмении и на юге Узбекистана распространены ценозы *Seidlitzia rosmarinus* Bunge (ареал этого вида простирается на Иран и Аравию). Среди однолетников в Южнотуранской провинции выделяются южные виды, не свойственные солончакам степей и северных пустынь: *Climacoptera sukaczevii* Botsch. (туранский вид), *Suaeda arcuata* Bunge (ирано-южнотуранский вид), *S. microsperma* (С. А. Mey.) Fenzl и *Climacoptera longistylosa* (Iljin) Botsch. (южнотуранские виды), *C. transoxana* (Iljin) Botsch. (южнотуранский, проникающий в пустыни Джунгарии), *Psylliostachys leptostachya* (Boiss.) Roshk. (ирано-туранский вид), *Halopeplis pygmaea* (Pall.) Bunge (центральноазиатско-туранский вид; в Северотуранской провинции сообщества

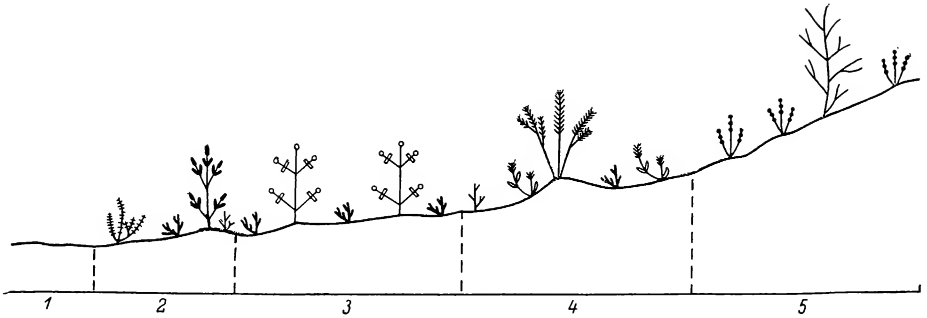


Рис. 2. Экологический ряд сообществ в депрессии песчаного массива на Келифском Узбое в Юго-Восточных Каракумах (в 12 км к юго-западу от пос. Кизыл-Аяк Чарджоуской обл.).

1 — безжизненная поверхность солончака. Сообщества: *2* — однолетнесолянково-карабараково-сарсазановые (*Halocnemum strobilaceum*, *Halostachys caspica*, *Climacoptera transoxana*, *Suaeda kossinskyi*) с единичным участием *Tamarix* sp.; *3* — климакоптерово-зейдлициевые (*Seidlitzia rosmarinus*, *Climacoptera transoxana*, *C. sukaczevii*); *4* — однолетнесолянково-ажрековые (*Aeluropus littoralis*, *Suaeda kossinskyi*, *Climacoptera transoxana*) в комплексе с тамарисковыми (*Tamarix* sp.); *5* — черкезово-санталиновополынные (*Artemisia santolina*, *Salsola richteri*).

этого вида мы встречали лишь в долине р. Чу). Однако в этой провинции, так же как на солончаках, расположенных на более северных пространствах, продолжают формироваться ценозы голарктического галофита *Salicornia europaea*, ирано-туранских видов *Climacoptera crassa* и *C. lanata*.

Растительный покров засоленных почв, так же как в других регионах, редко бывает однородным. Галофитные сообщества слагаются в экологические ряды или входят в состав комплексов и сочетаний, где, кроме сообществ перечисленных эдификаторов, имеются сообщества с преобладанием видов родов *Tamarix*, *Reaumuria* и видов других родов, в которых обычно присутствуют однолетние виды родов *Climacoptera*, *Salsola*, *Halocharis*, *Halimocnemis*, эфемеры — *Anisantha tectorum*, *Vulpia persica* (Boiss. et Buhse) V. Krecz. et Bobr., *Strigosella africana* (L.) Botsch., *Sphenopus divaricatus* (Gouan) Reichenb. и др. В строении галофитного неоднородного растительного покрова наряду с перечисленными сообществами часто встречаются сообщества видов рода *Aeluropus*, а в некоторых районах — сообщества ирано-южнотуранско-центральноазиатского вида *Salsola gemmascens* Pall.

В качестве примера солончаковой растительности южных пустынь приводим экологический профиль, описанный на юго-востоке Каракумов в Келифском Узбое в засоленной депрессии среди бугристых слабо закрепленных песков (рис. 2).

На засоленных приморских песках получили развитие сообщества *Nitraria schoberi* L., *Halocnemum strobilaceum*, видов *Tamarix*. В них часто присутствуют однолетние солянки — *Bienertia cycloptera* Bunge, виды *Climacoptera*, *Salsola leptoclada* Gand., *S. sclerantha* C. A. Mey., полукустарничек *Frankenia hirsuta* и коротковегетирующие виды *Sphenopus divaricatus*, *Anisantha tectorum*, *Koelpinia linearis* Pall. и др. Такие сообщества обычно сочетаются с ценозами *Artemisia santolina* Schrenk, *A. scoparia* Waldst et Kit., *A. kelleri* Krasch., *Salsola richteri* (Moq.) Kar., *Astragalus ammodendron* Bunge и др.

Своеобразна растительность солончаков южного и восточного Закавказья. Ее описание мы находим в трудах А. Л. Тахтаджяна (1941), И. Н. Бейдеман (1951, 1962), И. Н. Бейдеман и А. С. Преображенского (1957), А. Т. Рахманиной (1962), и др. Е. М. Лавренко (1980а) относит эту растительность к южнотуранскому типу. С таким положением следует согласиться, так как на засоленных почвах Закавказья господствуют сообщества *Salsola dendroides*, *Halostachys caspica*, *Suaeda microphylla* и *Kalidium caspicum*. Но растительный покров солончаков Закавказья несет черты, отличающие его от галофитной растительности южных пустынь, простирающихся к востоку от Каспийского моря. В Закавказье получили распространение галофитные сообщества, сформированные видами, выступающими в качестве ценозообразователей на солончаках северных пустынь и даже степей и отсутствующие в Южнотуранской провинции Афро-Азиатской пустынной области. К этим видам относятся *Halimione verru-*

cifera, *Camphorosma lessingii*, *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bunge, *Salsola soda* L. и др.

Граница между северотуранским и южнотуранским типами солончаковой растительности выражена очень неотчетливо. Создается широкая буферная полоса — экотон, на которой формируются сообщества как северотуранского, так и южнотуранского типов. Сообщества солончаков северотуранского типа связаны с полосой северных пустынь и отчасти средних (настоящих) пустынь. Экотон совпадает с большой частью территории средних пустынь. Сообщества солончаков южнотуранского типа приурочены к полосе южных пустынь.

В растительности солончаков как Северотуранской, так и Южнотуранской провинций существует определенная региональная дифференциация. Это явление касается и тех сообществ, с которыми сообщества солончаков образуют пространственные структуры. Например, на западе Северотуранской провинции в растительности засоленных почв большая роль принадлежит *Artemisia halophila* Krasch. и *A. santonica* L., на востоке — *A. schrenkiana*. К западу от Аральского моря *Atriplex cana* и *Suaeda physophora* приурочены к полосе северных пустынь и лишь незначительно заходят в северную часть средних пустынь, на востоке они обычны и в полосе северных, и в полосе средних пустынь. На западе в полосе средних пустынь появляется ирано-западнотуранский вид *Reaumuria fruticosa* Bunge, на востоке он отсутствует.

Таким образом, растительный покров солончаков весьма сложен, так как состоит из сообществ многих формаций. Он претерпевает постепенные изменения как в широтном, так и в долготном направлениях. Очень редко растительные сообщества образуют однородные массивы, занимающие большие площади. Гораздо чаще они формируют сложные пространственные сочетания структур разного типа. Состав сообществ, сочетающихся с ценозами солончаков, также меняется с изменением географических условий.

ЛИТЕРАТУРА

Акжигитова Н. И. Индикаторные растительные группировки засоленных почв. —Изв. Отд. с.-х. и биол. наук АН ТаджССР, 1959, вып. 1, с. 23—41. — *Акжигитова Н. И.* Галофильная растительность — Halophyta. — В кн.: Растительный покров Узбекистана и пути его рационального использования. Т. 2. Ташкент: Изд-во Фан УзССР, 1973, с. 211—302. — *Акжигитова Н. И.* Галофильная растительность Средней Азии и ее индикационные свойства. Ташкент: Изд-во Фан УзССР, 1982. 190 с. — *Аллаяров И.* Растительность солончаков Северо-Западного Узбекистана. — Узб. биол. журн., 1974, № 1, с. 28—30. — *Баранов В. И.* Растительность черноземной полосы Западной Сибири. — Зап. Зап.-Сиб. отд. Гос. русск. геогр. общ., 1927, т. 39, вып. 3, с. 1—160. — *Бейдеман И. Н.* Смены растительного покрова по берегам и дну залива им. Кирова в связи с отступанием Каспийского моря. — Бот. журн., 1951, т. 36, № 1, с. 80—85. — *Бейдеман И. Н.* Эколого-геоботанический очерк растительности Мильской степи. — В кн.: Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 5—203. — *Бейдеман И. Н.*, *Преображенский А. С.* Взаимообусловленность развития почв и растительности в Кура-Араксинской низменности. — Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, 1957, вып. 2, с. 163—164. — *Білик Г. І.* Росслинність засолених угідь лівобережжя середньої Наддніпрянщини. — Геобот. зб., 1937, № 2, с. 85—118. — *Білик Г. І.* Галофільна рослинність УРСР. — Журн. Інст. бот. АН УРСР, 1939, № 20 (28), с. 27—40. — *Білик Г. І.* Рослинність засолених грунтів України її розвиток, використання та поліпшення. Київ: Вид-во АН УРСР, 1963. 299 с. — *Борисова И. В.*, *Исаченко Т. И.*, *Рачковская Е. И.* О лесостепи в Северном Казахстане. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 5, с. 677—690. — *Вагина Т. А.* Луга Барабы, ч. 1. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1962. 198 с. — *Вагина Т. А.* Засоленные луга Барабы и Кулунды и их генезис. — В кн.: Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. Тр. Центр. Сиб. бот. сада, 1963, вып. 6, с. 163—182. — *Вандакурова Е. В.* Растительность Кулундинской степи. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1950. 130 с. — *Гранитов И. И.* Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов. Т. 2. Ташкент: Изд-во Фан УзССР, 1967. 419 с. — *Закиров К. З.* К вопросу о микрозональных изменениях солончаковой растительности. — Бюл. АН УзССР, 1947, № 10, с. 16—17. — *Катышевцева В. Г.* Геоботанический очерк северного побережья Каспийского моря. — Тр. Ин-та бот. АН КазССР, 1957, т. 5, с. 30—88. — *Катышевцева В. Г.* Смены растительного покрова на северном побережье Каспийского моря. — Тр. Ин-та бот. АН КазССР, 1960, т. 8, с. 43—85. — *Келлер Б. А.* Растительность засоленных почв СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 481—521. — *Кнорринг О. Э.*, *Минквиц З. А.* Растительность Аулие-Атинского уезда Сырдарьинской области. — Тр. Почв.-бот. экспед. Переселенч. упр. по исслед. колониз. районов Аз. России в 1909 г. Ч. II. 1912, вып. 6. 202 с. — *Кнорринг О. Э.*, *Минквиц З. А.* Растительность Перовского уезда Сыр-Дарьинской области. — Тр. Почв.-бот. экспед. Переселенч. упр. по исслед. колониз. районов Аз. России в 1910 г.

Ч. II, 1913, вып. 2. 90 с. — *Ковда В. А.* Происхождение и режим засоленных почв. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 573 с. — *Ковда В. А.* Происхождение и режим засоленных почв. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 375 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии. М.; Ташкент: Объед. гос. изд-во, Среднеаз. отд., 1934. 480 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн. I. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961. 452 с. — *Котов М. И.* Ботанико-географический очерк и районирование Башкирской АССР.— В кн.: Определитель растений Башкирской АССР. М.; Л.: Наука, 1966, с. 5—16. — *Крюгер В. А.* Из жизни солончаков и их растительности. Оренбург, 1925. 14 с. — *Крюгер В. А.* Геоботанические исследования в южной части Павлодарского уезда (Семипалатинск. губ.). — Тр. Семипалатинск. окр. муз., 1929, вып. 2, с. 15—33. — *Крюгер В. А.* Изменение растительности засоленных почв в некоторых районах различных фитогеографических зон (Западная Сибирь и Северный Казахстан). — Учен. зап. Пермск. гос. ун-та, 1936, т. 1, вып. 4, с. 55—63. — *Кубанская З. В.* Растительность западной части пустыни Бетпакдала. — Изв. АН КазССР, сер. бот., 1949, вып. 4, с. 109—126. — *Кубанская З. В.* Растительность и кормовые ресурсы пустыни Бет-Пак-Далы. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 265 с. — *Кубанская З. В.* Солянковые пустыни Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Наука КазССР, 1980. 206 с. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М. 1 : 4 000 000. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 595—730. — *Лавренко Е. М.* Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки. Комаровские чтения, XV. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 169 с. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Центральноазиатской и Ирано-Туранской подобластей Афро-Азиатской пустынной области. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 1, с. 3—15. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области Евразии. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 5, с. 609—625. — *Лавренко Е. М.* Средиземные пустыни. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980а, с. 298—299. — *Лавренко Е. М.* Степи. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980б, с. 203—272. — *Лавренко Є., Десятова-Шостенко Н.* Рослинність засолених грунтів Ягорлицького півострова (Херсонської округи). — В кн.: Матеріали дослідження грунтів України, вип. 2. Харків, 1928, с. 109—134. — *Левіна Ф. Я.* Матеріали до вивчення рослинності Понадсивашської смуги України. — В кн.: Матеріали дослідження земель меліофонду на Мелітопольщині, вип. 1. Харків, 1929, с. 197—220. — *Махов Г. Г., Лавренко Е. М.* Почвоведение и геоботаника. — Почвоведение, 1927, № 1, с. 36—62. — *Петрова-Трефилова Л. А.* Растительность солонцов и солончаков Барабинской степи. — Изв. Бот. ин-та при Пермск. ун-те, 1925, т. 3, вып. 8, с. 299—313. — *Пратов У.* Маревые (*Chenopodiaceae*) Ферганской долины. Ташкент: Изд-во Фан УзССР, 1970. 168 с. — *Рахманина А. Т.* Биолого-экологическая характеристика карганных сообществ (из *Salsola dendroides* Pall.) в Кура-Араксинской низменности. — В кн.: Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 204—297. — *Родин Л. Е.* Полукустарничковые полынные и солянковые пустыни. — В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к «Геоботанической карте СССР» М. 1 : 4 000 000. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 731—796. — *Родин Л. Е.* Динамика растительности пустынь на примере западной Туркмении. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 227 с. — *Родин Л. Е.* Растительность пустынь Западной Туркмении. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 309 с. — *Рустамов И. Г.* Растительность средней и нижней части Западного Узбоя. — Уч. зап. Туркм. гос. ун-та, 1962, вып. 9, ч. 4. 160 с. — *Сафронова И. Н., Востокова Е. А.* Карта растительности плато Устюрт. — В кн.: Геоботаническое картографирование 1982. Л.: Наука, 1982, с. 28—40. — *Семенов В. Ф.* Краткий очерк растительности Омской губернии. — Изв. Зап.-Сиб. отд. Русск. геогр. общ., 1924—1925, т. 4, вып. 1, с. 13—46. — *Тахтаджян А. Л.* Ботанико-географический очерк Армении. — Тр. Бот. ин-та Армянск. фил. АН СССР, т. 2. Тбилиси; Ереван. 1941. 180 с. — *Chapman V. J.* Salt marshes and salt deserts of the world. London; N. Y., 1960. 392 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 22 VIII 1983.

SUMMARY

Vegetational cover of solonchaks has zonal and regional distinctions. In the steppe zone of the USSR the following geographical variants are distinguished, east-european and west-siberian (forest-steppe area), north-black sea and kazakhstan (true steppe territory); in the desert zone these are north-turanian and south-turanian. Their boundaries are not distinct: and transition belts are quite wide. Vegetational cover of saline habitats is peculiar for its structural complexity. The composition of plant communities combined with those of solonchaks also varies with the change in geographical conditions.

СООБЩЕНИЯ

УДК 551.79

К. П. Проскурин

ЧЕТВЕРТИЧНЫЕ ФЛОРЫ ЗАУРАЛЬЯ

K. P. PROSKURIN. QUATERNARY FLORAS OF ZAURALYE

Сообщаются результаты изучения 5 раннечетвертичных и 2 позднечетвертичных флор. Флоры лесные, их основу составляют современные древесно-кустарниковые породы, многие травянистые растения. Обнаружены виды, ныне распространенные западнее (*Ceratophyllum komarovii*, *Potamogeton* cf. *friesii*, *P.* cf. *rutilus*), южнее (*Patrinia sibirica*) или восточнее исследуемой территории (*Potamogeton* cf. *distinctus*, *P. manschuriensis*, *P. maackianus*, *Scirpus* cf. *desoulavyi*), а также *Azolla interglacialis*.

Палеокарпологический материал получен из образцов пород, присланных в лабораторию палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР П. П. Генераловым, В. П. Закожурниковым, В. А. Лидером, А. Г. Малеевой, В. В. Стефановским и А. М. Сухоруковым. Они же сделали геологические описания (приводим их ниже с сокращениями).

На правом берегу р. Ивдель, в обнажении обрыва Красный Яр на юго-восточной окраине г. Ивдель, сверху вниз вскрываются слои (описание Генералова, 1975; мощность, м):

1. Современная почва	0.20
2. Суглинок коричневый и зеленовато-серый	0.40—0.50
3. Суглинок оглеенный, ярко-коричневый	0.30
4. Крупный и мелкий галечник, заполненный грубыми песками и глинистыми супесями	0.50—1.20
5. Песчанистые глины и глинистые супеси	0.60—2.50
6. Галечник с заполнителем из глинистой коллоидной массы коричневого цвета	0.20—0.25
7. Крупный аллювиальный галечник с мелкими валунами	2.00—4.00
8. Чередование песков, мелкого галечника, иловатых глинистых супесей типа старичных или фации заиленных русловых отмелей. На плоскостях наслоения в старичных иловатых супесях наблюдается скопление растительного детрита	1.50

В образце породы из слоя 8 обнаружены остатки следующих растений:

Chara sp.	2 оогония
Bryales gen.	Веточки
Selaginella selaginoides (L.) Link	1 мегаспора
Picea sp.	Много хвои
Larix sp.	3 брахибласта
Batrachium sp.	48 плодов
Ranunculus sp.	6 плодов
Thalictrum simplex L.	1 плод
Urtica dioica L.	5 плодов
Betula nana L.	1 плод, 1 чешуя
Dianthus sp.	2 семени

Silene sp.	1 семя
Stellaria holostea L.	То же
Chenopodium sp.	2 семени
Polygonum aviculare L.	4 плода
P. viviparum L.	6 луковичек
Salix herbacea L.	1 лист, обломки листьев
Salix sp.	4 коробочки
Dryas octopetala L.	2 обломка листа
D. cf. *punctata* Juz.	1 обломок листа
Potentilla anserina L.	3 плода
Potentilla sp.	5 плодов
Myriophyllum verticillatum L.	2 плода
Patrinia sibirica (L.) Juss.	3 семени
Valeriana officinalis L.	1 семя
Potamogeton pectinatus L.	1 эндокарп
P. pusillus L.	То же
Carex subgen. *Carex*	16 плодов
Carex subgen. *Vignea*	10 плодов

Пос. Талица расположен на левом берегу р. Лозьвы (Северное Зауралье). В 0.5 км ниже поселка в обнажении 522 сверху вниз вскрываются слои (расчистка 2, описание Стефановского; глубина, м):

1.	Почвенно-растительный слой	0.00—0.15
2.	Суглинок	0.15—1.40
3.	Алевриты	1.40—2.20
4.	Песок кварцевый, мелкозернистый, с редким гравием	2.20—2.70
5.	Торф уплотненный	2.70—2.80
6.	Глина песчаная	2.80—3.90
7.	Песок кварцевый, мелкозернистый	3.90—4.50
8.	Алевриты	4.50—5.50
9.	Пелитолиты синевато-серые, плотные, слюдистые, с галькой. По плоскостям наслоения кварцевый, тонкозернистый песок, растительная труха	5.50—7.00
10.	Галечник полимиктовый	7.00—7.50

Возраст осадков слоев с 3-го по 10-й предположительно Q_2. Из двух образцов пород, взятых с глубины 2.80 и 6.80 м, выделены остатки следующих растений:

	2.80 м	6.80 м
Larix sp.	—	Обломки шишек и семена
Thalictrum simplex L.	—	1 плод
Polygonum sp.	—	То же
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	22 плода	—
Stachys cf. *palustris* L.	—	5 плодов
Potamogeton densus L.	—	3 эндокарпа
P. natans L.	—	То же
Carex subgen. *Carex*	7 плодов	1 плод
Carex subgen. *Vignea*	1 плод	—

Дер. Савиново расположена на левом берегу р. Лозьвы. В 5 км ниже деревни в береговом обрыве обнажаются слои (описание Стефановского; глубина, м):

1.	Почвенно-растительный слой	0.00—0.10
2.	Суглинок	0.10—0.80
3.	Торф коричневато-серый, глинистый, плотный	0.80—1.10

4. Глина алевритистая	1.10—2.30
5. Алевриты серые	2.30—3.00
6. Глина плотная, тонкослоистая, в верхней части разбита клиньями криогенеза, которые заполнены алевритом слоя 5	3.00—5.00

Из слоя 3 отобран образец 557-3а. Из него выделены остатки следующих растений:

Bryales gen.	Веточки
Betula humilis Schrank	2 плода
B. nana L.	3 плода
Stellaria f. *media* (L.) Vill.	1 семя
Salix sp.	1 обломок листа, 1 обломок коробочки
Myriophyllum spicatum L.	8 плодов
Potamogeton alpinus Balb.	3 эндокарпа
P. perfoliatus L.	1 эндокарп
Carex subgen. *Carex*	4 плода

С. Таборы расположено на правом берегу р. Тавды (Среднее Зауралье). В 0.5 км ниже села в вюрмской надпойменной террасе сверху вниз вскрываются слои (описание Закожурникова; мощность, м.):

1. Почва	0.10
2. Глина темно-серая, близкая к суглинку	0.80
3. Глинисто-торфяный слой, представленный плитчатыми, торфоподобными образованиями погребенной почвы с прослойками грязно-зеленой глины	0.40
4. Глина грязно-зеленовато-серая, мелкокомковатая	0.40
5. Глина грязно-зеленовато-серая, пластичная	0.70
6. Примыкание осадков низкой поймы (алевритистые пластичные серые глины)	Скрыто урезом воды

Из слоя 3 на месте я отмыл большое количество растительной трухи, в которой обнаружены остатки следующих растений:

Equisetum sp.	1 обломок стебля
Selaginella selaginoides (L.) Link	1 мегаспора
Chenopodium rubrum L.	1 семя
Polygonum sp.	17 плодов
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench	1 коробочка
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	2 семени
Comarum palustre L.	То же
Padus avium L.	1 плод
Potentilla norvegica L.	1 семя
Hippuris vulgaris L.	3 плода
Sambucus racemosa L.	10 семян
Mentha arvensis L.	1 плод
Scutellaria galericulata L.	5 плодов
Sagittaria sagittifolia L.	11 семян
Carex subgen. *Carex*	Более 100 плодов
Carex subgen. *Vignea*	4 плода
Scirpus cf. *desoulavïi* V. Krecz.	3 плода
Scirpus sp.	5 плодов
Calla palustris L.	2 семени
Sparganium emersum Rehm.	3 плода
Typha angustifolia L.	53 тегмена

Близ совхоза «Ницинский» Слободотурьинского р-на Свердловской обл. на левом берегу р. Ницы (приток р. Туры) в бывшем кирпичном карьере вскрывается разрез тобольского горизонта среднего плейстоцена (Сухоруков, Крылова, 1982). Здесь, в северной стенке, на глубине 1.20—1.80 м от дневной поверхности залегают разнозернистые, сильно глинистые пески русловой фации аллювия с обилием раковин пресноводных моллюсков. Наряду с костными остатками хазарской лошади, мамонта, гигантского оленя и носорога А. Г. Малеева отмыла обломки и одно целое семя *Stratiotes aloides* L. При посещении этого местонахождения мною совместно со свердловскими геологами Э. И. Рудоем, Е. С. Синицких и А. М. Сухоруковым летом 1982 г. находку телореза, несмотря на большой объем промытой породы, повторить не удалось.

Дер. Васьково расположена на правом берегу р. Тавды (Среднее Зауралье). Здесь в береговом обрыве высотой 7—8 м сверху вниз вскрываются слои (описание Сухорукова; мощность, м):

1.	Почвенно-растительный слой	0.30
2.	Подзол	0.15
3.	Суглинки бурые, карбонатизированные	0.40
4.	Алевриты глинистые, с мелкозернистым песком	1.00
5.	Алевриты глинистые, зеленовато-серые, с прослойками глинистых песков	1.50
6.	Пески кварцевые, разнозернистые, светло-серые, косослоистые, залегают с резким размывом	1.00
7.	Горизонтально-волнистое переслаивание серых плотных глин с мелкозернистым песком	2.50—3.00
8.	Крупная линза «синих» глин с тонкими прерывистыми прослойками и линзочками растительных остатков	3.50
9.	Вблизи уреза воды обнажаются разнозернистые пески с массой растительных остатков и редкими включениями костей грызунов и рыб	

В образце породы из слоя 8 обнаружены остатки следующих растений:

Bryales gen.	Веточки
Azolla interglacialis Nikit.	Более 100 мегаспор
Picea sp.	1 семя, обломки хвои
Ceratophyllum demersum L.	2 плода
Batrachium sp.	7 плодов
Ranunculus reptans L.	1 плод
R. sceleratus L.	То же
Betula humilis Schrank	3 плода, 3 чешуи
B. nana L.	1 плод, 1 чешуя
Atriplex hastata L.	7 семян
Chenopodium album L.	21 семя
Corispermum sp.	1 плод
Polygonum aviculare L.	2 плода
Viola sp.	2 семени
Barbaraea stricta Andrz.	1 семя
Bunias cochlearioides Murr.	2 плода
Rorippa islandica (Oed. ex Murr.) Borb.	1 семя
Brassicaceae gen. indet.	5 семян
Salix sp.	Обломки листьев
Euphorbia esula L.	4 семени
Potentilla cf. *nivea* L.	3 плода
Potentilla sp.	5 плодов
Rubus saxatilis L.	1 плод
Myriophyllum spicatum L.	5 плодов
Hippuris vulgaris L.	То же
Menyanthes trifoliata L.	2 семени
Sagittaria sagittifolia L.	1 семя

Potamogeton crispus L.	1 эндокарп
P. densus L.	4 эндокарпа
P. filiformis Pers.	5 эндокарпов
P. pectinatus L.	9 эндокарпов
P. perfoliatus L.	2 эндокарпа
P. praelongus Wulf.	3 эндокарпа
P. pusillus L.	1 эндокарп
P. vaginatus Turcz.	7 эндокарпов
Carex subgen. *Carex*	8 плодов
Carex subgen. *Vignea*	30 плодов
Eleocharis palustris (L.) R. Br.	25 плодов
Scirpus cf. *desoulavii* V. Krecz.	4 плода
S. lacustris L.	20 плодов

Дер. Мальково расположена на правом берегу р. Туры. В 0.3 км на юг от центра деревни в аллювиальных отложениях второй надпойменной террасы А. Г. Малеева (в 1970 г.) и В. А. Лидер (в 1980 г.) обнаружили растительные остатки. Образец 1970 г. отобран с глубины 6.00—9.00 м (серые суглинки), образец 1980 г. с глубины 8.00—9.90 м (разнозернистые косослоистые пески). Из образцов выделены остатки следующих растений:

	1970 г.	1980 г.
Bryales gen.	Веточки	—
Azolla interglacialis Nikit.	—	2 мегаспоры
Picea sp.	1 шишка	—
Pinus sibirica Du Tour	1 семя	—
P. sylvestris L.	2 шишки 12 семян	—
Larix sp.	1 шишка	3 шишки, брахибласты
Juniperus sp.	—	1 семя
Nymphaea candida J. Presl.	1 семя	—
Ceratophyllum demersum L.	21 плод	4 плода
C. komarovii Kuzen.	1 плод	—
Batrachium sp.	То же	—
Ranunculus acer L.	3 плода	1 плод
R. lingua L.	1 плод	То же
Thalictrum simplex L.	—	3 плода
Atriplex hastata L.	—	1 семя
Chenopodium album L.	3 семени	—
Ch. hybridum L.	1 семя	—
Ch. rubrum L.	2 семени	—
Corispermum cf. *orientale* Lam.	4 плода	—
C. intermedium Schweigg.	12 плодов	2 плода
Polygonum aviculare L.	1 плод	1 плод
P. dumetorum L.	То же	То же
P. lapathifolium L.	» »	2 плода
Rumex maritimus L.	» »	5 плодов
Bunias cochleariodes Murr.	62 плода	7 плодов
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.	1 семя	—
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichenb.	3 семени	—
Euphorbia esula L.	То же	—
Potentilla anserina L.	—	4 плода
Potentilla sp.	1 плод	1 плод
Rubus idaeus L.	То же	14 плодов
Myriophyllum verticillatum L.	2 плода	—
Hippuris vulgaris L.	24 плода	—
Cicuta virosa L.	—	1 мерикарп
Oenanthe aquatica (L.) Poir.	2 мерикарпа	—

Menyanthes trifoliata L.	60 семян	21 семя
Alisma plantago-aquatica L.	—	2 семени
Sagittaria sagittifolia L.	—	То же
Potamogeton compressus L.	2 эндокарпа	—
P. cf. *densus* L.	То же	—
P. cf. *distinctus* A. Benn.	1 эндокарп	—
P. filiformis Pers.	6 эндокарпов	2 эндокарпа
P. cf. *friesii* Rupr.	1 эндокарп	—
P. lucens L.	3 эндокарпа	—
P. maackianus A. Benn.	8 эндокарпов	—
P. manschuriensis Maxim.	3 эндокарпа	—
P. natans L.	Более 100 эндокарпов	32 эндокарпа
P. obtusifolius Mert. et Koch	2 эндокарпа	—
P. pectinatus L.	6 эндокарпов	3 эндокарпа
P. perfoliatus L.	5 эндокарпов	5 эндокарпов
P. praelongus Wulf.	3 эндокарпа	—
P. cf. *rutilus* Wolfg.	1 эндокарп	—
P. trichoides Cham. et Schlecht.	1 эндокарп	—
P. vaginatus Turcz.	5 эндокарпов	1 эндокарп
Potamogeton sp.	2 эндокарпа	—
Carex subgen. *Carex*	—	14 плодов
Carex subgen. *Vignea*	—	10 плодов
Scirpus lacustris L.	—	То же
S. sylvaticus L.	1 плод	1 плод
Sparganium emersum Rehm.	17 плодов	10 плодов
S. minimum Wallr.	—	2 плода

Местонахождения приведенных флор расположены в современных подзонах средней (Талица, Ивдель, Савиново) и южной (Таборы, Ница, Васьково, Мальково) тайги (Горчаковский, 1975). Флоры лесные, их основа, как и во всех четвертичных флорах Урала, — современные виды. Представлены виды родов *Picea*, *Larix*, *Pinus*, *Juniperus*, *Betula*, *Salix*, *Dryas*, *Padus*, *Rubus*, *Sambucus*, но бо́льшая их часть — водно-болотные и луговые травянистые растения. Присутствуют обитатели мохового яруса: виды пор. *Bryales* и рода *Selaginella*. Встречены виды, ныне не свойственные исследуемым районам: вымерший *Azolla interglacialis*, более западные *Ceratophyllum komarovii*, *Potamogeton* cf. *friesii*, *P. densus*, *P.* cf. *rutilus*, южно-уральский *Patrinia sibirica* и виды, сейчас известные восточнее Зауралья: *Potamogeton* cf. *distinctus*, *P. maackianus*, *P. manschuriensis*, *Scirpus* cf. *desoulavii*.

В целом четвертичная флора Зауралья мало отличается от современной. Подобно западно-сибирской, состав зауральской флоры не отмечает в плейстоцене ни резких похолоданий, ни сильных потеплений, которые могли бы существенно повлиять на местную растительность. Зауральские раннечетвертичные флоры Талицы, Ивделя, Ницы, Васьково и Мальково, а также позднечетвертичные флоры Савиново и Таборов — довольно бедные по составу, смешанные и в целом более сходны с флорами ледникового типа, которые известны в восточной части Русской равнины и в Западной Сибири. В исторической перспективе состав современной флоры Урала разновозрастный (Игошина, 1970), что связано как с плейстоценовыми, так и с голоценовыми миграциями видов. По мере выравнивания в плейстоцене ландшафтов Урала и прилегающих равнин (особенно Западной Сибири) в местной флоре увеличивалось число сибирских по происхождению форм, давших начало многим уральским реликтам (Крашенинников, 1937). В послеледниковое время такие иммигранты вымерли на равнинных территориях (Горчаковский, 1963), но сохранились в горных районах Урала. Как в Западной Сибири, так и на Урале нигде нет флор типично межледниковых, воспроизводящих богатые широколиственные леса. Здесь преобладают светлохвойно-мелколиственные леса с сосной, лиственницей и березой. Темнохвойные встречаются реже, особенно в позднечетвертичное время. В такие леса естественно входили водно-болотные и луговые группировки, образуя основу четвертичной флоры Урала. Формированию такого комплекса способствовало и усиление в течение плейстоцена континентальности климата Урала, приведшее к тому, что современная его флора мало отличается от флоры окружающих равнин (Коржинский, 1894, и др.), хотя некоторый колорит уральской флоре и придают эндемичные виды. Особенностью местной плейстоценовой флоры было наличие видов, отдаленно связанных с позднетретичным флористическим комплексом (например, *Alnus barbata*, *Potamogeton maackianus*, *P. manschuriensis*, *Scirpus desoulavii*). Они представлены в коллекциях небольшим числом остатков, — по-видимому, такие виды играли лишь второстепенную роль в растительных группировках плейстоцена, но морфологическая завершенность и хорошая сохранность остатков свидетельствуют о нормальном развитии названных видов.

Есть мнение (Кипиани, Колбутов, 1970), что искони сибирская флора «покровного комплекса» (Никитин, 1938, 1940) неоднократно формировалась на протяжении верхнего плейстоцена. Однажды уничтоженные одним из ранних похолоданий широколиственные древесные породы уже ни разу в плейстоцене не успевали возобновиться на Западно-Сибирской низменности и Урале. Но вплоть до конца плейстоцена сохранялись многие виды трав, имеющие ныне флористические связи, идущие далеко на восток или запад от четвертичных местонахождений. Сейчас *Alnus barbata*, *Potamogeton maackianus*, *P. manschuriensis*, *Scirpus desoulavii* могут считаться относительно теплолюбивыми растениями, но в плейстоцене они вряд ли развивались в столь благоприятных условиях, что приводит к выводу об их широкой экологической приспособляемости, тем более эти виды найдены там, где в период по крайней мере максимального (среднеуральского) оледенения была перигляциальная в широком смысле зона, простиравшаяся на сотни километров от границ ледников (Васильев, 1982). Но и в этом случае можно считать виды, не характерные для современной флоры Урала и Приуралья, какими-то трансформированными потомками более теплолюбивых предков, живших здесь еще в плиоцене.

Наиболее интересными растениями исследованных флор являются следующие.

Azolla interglacialis (см. таблицу, *1—3* — вклейка). Мегаспоры 0.45—0.50×0.28—0.32 мм, яйцевидные или эллипсоидальные, сверху прикрыты коричневым до черного колпачком — остатком оболочки мегаспорангия. Плавательный аппарат из 3 поплавков. Периспорий бородавчато-бугорчатый или сетчато-ямчатый. Массулы с глохидиями, чаще без перегородок внутри или очень редко имеют 1—3 перегородки на верхушках глохидий. Как отмечал П. А. Никитин (1938, 1940), *A. interglacialis* близок к современному *A. filiculoides* Lam., именно к его австралийской разновидности var. *rubra* R. Br. *A. interglacialis* отличается от современного вида прерывистым пояском, наличием добавочных поплавков, глохидиями без перегородок. Главным же отличием ископаемого вида являются время и место его обитания: миндель-рисское (лихвинское) межледниковье Европы и Западной Сибири, где *A. interglacialis* существовал в сообществе с *Selaginella*, *Picea*, *Betula nana* и др. Третичная история рода в целом довольно длительна: представители секции *Rhizosperma* известны с эоцена, секции *Azolla* — с олигоцена. Виды секции *Rhizosperma* дожили в Европе и Сибири до конца плиоцена. Бóльшая часть видов секции *Azolla* вымерла в миоцене, и только группа форм, родственных *A. interglacialis*, появившаяся где-то в конце миоцена, незаметно прошла через нижний и средний плиоцен и стала массовой и широко распространенной только в верхнем плиоцене—нижнем плейстоцене, а в рисс-вюрме сохранилась лишь в южных областях Европы (Дорофеев, 1979, 1980).

Ceratophyllum komarovii (см. таблицу, *4*). Плод 3.80×1.95 мм, овальный, двояковыпуклый, без каймы по краю. Верхушка полого закруглена, верхней колючки нет. По бокам основания в виде небольших, малозаметных бугорков помещаются две зачаточные колючки. На внешней, выпуклой стороне каждой половины плода в верхней трети расположено еще по одной дуговидной заостренной колючке, загнутой кверху, с широким основанием. Стенки толстые, деревянистые, темно-бурые, потертые.

Многолетник, обитающий в стоячих водоемах; распространен по Нижнему Дону, в Волгоградской, Саратовской, Горьковской и Московской областях, а также на северо-западе европейской части СССР (описан из прудов парка в г. Павловске под Ленинградом — «Флора СССР»,1937, т. 7: 16, 19). На Урале и в Западной Сибири сейчас не встречается. Габитуально плоды *C. komarovii* очень сходны с плодами дальневосточного *C. oryzetorum* Kom., но плоды последнего яйцевидные, гладкие, колючки у них короче и шире расставлены, а две колючки на выпуклых сторонах тоньше и мельче, менее загнуты кверху.

Patrinia sibirica (см. таблицу, *5—7*). Плоды 3.10—2.10×0.90—1.90 мм, эллиптические, плоские, слегка согнутые на брюшную сторону, а края отогнуты к спинке. На брюшной стороне проходит шнуровидный валик, ближе к основанию плода имеющий выступ, к которому прикреплялось крыло и от которого на некоторых экземплярах остались лишь толстые жилки, сочлененные с черешком плода. Поверхность без опушения, шероховатая, темно-серая.

Многолетник, обитающий на скалах, по щебнистым и песчаным склонам; распространен в Башкирии, Средней Азии, Сибири, на Дальнем Востоке («Флора СССР», 1958, т. 23: 589—590). Сейчас на Урале распространен гораздо южнее и в целом считается реликтовым растением горно-азиатского происхождения (Игошина, 1966; Горчаковский, 1969). Близкая форма описана из плиоцена Башкирии (Дорофеев, 1962) под названием *P. palaeosibirica* Dorof.

Stratiotes aloides (см. таблицу, *8*). В коллекции одно семя (8.20×2.30 мм) и несколько обломков. Семя удлиненно-овальное, с тупо закругленными концами, в оси несколько изогнутое. Вдоль спинки проходит узкий, тупой, слегка волнистый киль. Халаза у верхушки спинки, рубчик в основании, микропиле выходит на брюшную сторону. От халазы до рубчика по диагонали киля проходит ложбинка проводящего пучка. Внешняя поверхность светло-коричневая, ячеистая, клетки ее вытянутые, с толстыми волнистыми стенками. На верхушке семени заметны мелкие бугорки; кроме них видны продольные низкие бороздки. Внутренняя поверхность желтоватая, более блестящая, состоит из прямоугольных вытянутых клеток.

Многолетник, обитающий в стоячих и медленно текущих водах; распространен в лесной зоне Европы и в лесостепных районах Западной Сибири («Флора северо-востока европейской части СССР», 1974, т. 1: 94). Геологическая история рода *Stratiotes*, начиная с эоцена, описана M. Chandler (1923). К настоящему времени известно более 10 вымерших видов рода *Stratiotes*, в основном третичных. Плиоценовый *S. intermedius* (Hartz) M. Chandl. уже близок к современному виду, но для плейстоцена характерно наличие несколько иных, отличающихся форм, например *S. brevispermus* Weliczk. (Величкевич, 1982).

Potamogeton cf. *distinctus* (см. таблицу, *9*). Эндокарп 3.20×2.90 мм, кособратнояйцевидный. Брюшко почти прямое. Столбик тонкий, длинный, в основании слегка расширенный. Ножка усеченно-конусовидная, маленькая. Створка с волнистым гребнем, вплотную подходит к столбику, не оставляя плеча. Бока слабовыпуклые, без отверстия. В отличие от современных у ископаемых эндокарпов на боках нет наростов хрящевой ткани.

Многолетник; распространен на Курилах и юге Приморья, в Маньчжурии и Японии («Флора СССР», 1934, т. 1: 259; Ворошилов, 1982: 41). На Урале ныне отсутствует. Близкие к *P. distinctus* виды появляются в Европе в верхнем плиоцене, реже встречаются в нижнем плейстоцене, а позднее вымирают.

Potamogeton cf. *friesii* (см. таблицу, *10*). Эндокарп 2.30×1.75 мм, продолговато-овальный, с S-образно изогнутым брюшком, причем верхняя его часть выдается особенно сильно. Столбик короткий, тонкий, отогнутый к спинке. Ножка тонкая, коническая, острая. Створка с низким гребнем, доходит до столбика, не оставляя плеча. Бока плоские, без впадины.

Многолетник, обитающий по мелководьям; распространен в Европе, Сибири и в Северной Америке («Флора северо-востока европейской части СССР», 1974, т. 1: 83; Welsh, 1974: 646). На Урале сейчас отсутствует.

Potamogeton manschuriensis (см. таблицу, *11*). Эндокарпы 3.10—3.60×2.40—2.70 мм, обратнояйцевидные. Брюшко изогнутое. Столбик тонкий, на продолжении брюшка, отогнут к спинке. Ножка коническая, короткая. Створка с широким, неровным гребнем, доходит до столбика, не оставляя плеча. Бока плоские, но с улиткообразной впадиной, идущей от выемки на брюшке к центру. В устье впадины короткий шип.

Многолетник, обитающий в озерах и реках; распространен на Дальнем Востоке и в Маньчжурии («Флора СССР», 1934, т. 1: 243). Выделен в самостоятельный вид из *P. acutifolius* Link, подвидом которого он считался (Комаров, 1950, т. 5: 766).

Potamogeton cf. *rutilus* (см. таблицу, *12*). Эндокарп 2.00×1.55 мм, удлиненно-овальный. Брюшко слабовыпуклое. Столбик короткий, на продолжении брюшной стороны. Ножка маленькая. Створка ровная, тупая, без гребня, до столбика не доходит, оставляя короткое плечо. Бока слабовыпуклые.

Многолетник, обитающий в озерах; распространен в Западной Европе, западных и северо-западных областях европейской части СССР и в Северной Америке («Флора СССР», 1934, т. 1: 245). Эндокарп сходен с эндокарпами современного *P. rutilus*, но короче и шире, т. е. с чертами, свойственными *P. pusillus*. Похожие эндокарпы встречаются в верхнем плиоцене центральных областей европейской части СССР.

Potamogeton sp. (см. таблицу, *13*, *14*). Эндокарпы 3.40—3.50×2.50—2.60 мм, полукруглые, широкие. Брюшко выпуклое, сжатое, по краю килеватое, с тонким шипом, выходящим ниже середины брюшка и отогнутым книзу. Столбик тонкий, короткий, расположен на продолжении брюшной стороны. Ножка острая, маленькая, в основании брюшка. Створка подходит к столбику, не оставляя плеча, сплошь покрыта бахромчатыми бугорками. Бока плоские, с едва заметной впадиной. Ископаемые эндокарпы напоминают эндокарп *P. acutifolius*, который распространен в западных областях Европы.

Scirpus cf. *desoulavii* (см. таблицу, *15*, *16*). Плоды 2.80—3.20×1.40—1.70 мм, удлиненно-обратнояйцевидные, тупо трехгранные, асимметричные, слабо изогнутые в оси. Спинка плоская, брюшко двухгранновыпуклое, с тупым ребром. Основание клиновидно суженное, горизонтально срезанное. Верхушка закруглена или чуть оттянута и увенчана коротким коническим столбиком (иногда его нет). Поверхность черно-бурая, матовая, шероховато-мелкоточечная, а при большом увеличении видны 5—6-угольные продолговатые клетки, расположенные в продольных рядах.

Полуводный многолетник, распространен в Приморье и по Амуру (Ворошилов, 1966: 79). Плоды такого типа известны из миоцена Белоруссии, Тамбовской обл. и Западной Сибири. На Русской равнине вид обычен в плиоцене, а в плейстоцене становится более редким. Всюду плоды неодинаковы в деталях, скорее всего это группа близких видов (П. И. Дорофеев, личное сообщение). Из нижнего плейстоцена Белоруссии описан *S. kreczetoviczii* Weliczk. (Величкевич, 1979), весьма близкий к *S. desoulavii*, а также к неогеновому западносибирскому *S. longispermus* Dorof. (Дорофеев, 1963), известному и из плиоцена Гродненской обл. (Дорофеев, 1967).

ЛИТЕРАТУРА

Васильев Ю. М. Климатическая и природная зональность (осадконакопление, ландшафт, морфогенез). — В кн.: Проблемы геологии и истории четвертичного периода антропогена. М.: Наука, 1982, с. 172—180. — *Величкевич Ф. Ю.* История плейстоценовой флоры средней полосы Восточно-Европейской равнины. — В кн.: Сов. палеокарпология. М.: Наука, 1979, с. 76—121. — *Величкевич Ф. Ю.* Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины. Минск: Наука и техника, 1982. 239 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Генералов П. П.* Остатки мамонтов в террасе р. Ивдель (Северный Урал). — В кн.: Стратиграфия плиоценовых и плейстоценовых отложений Предуралья. Уфа: Изд-во БФАН СССР, 1975, с. 67—75. — *Горчаковский П. Л.* Эндемичные и реликтовые элементы во флоре Урала и их происхождение. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, вып. 4, с. 285—375. — *Горчаковский П. Л.* Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. — В кн.: Тр. ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 66, с. 3—286. — *Горчаковский П. Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с. — *Дорофеев П. И.* О плиоценовой флоре Башкирии. — Бот. журн., 1962, т. 47, № 6, с. 787—801. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 346 с. — *Дорофеев П. И.* О плиоценовой флоре Белоруссии. — В кн.: Нижний плейстоцен ледниковых районов Русской равнины. М.: Наука, 1967, с. 92—110. — *Дорофеев П. И.* К систематике третичных *Azolla* Lam. из секции *Azolla* Lam. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 9, с. 1259—1272. — *Дорофеев П. И.* К систематике третичных *Azolla* Lam. секции *Rhizosperma* Meyen. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 3, с. 297—310. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала. — В кн.: Растения севера Сибири и Дальнего

Востока. М.; Л.: Наука, 1966, с. 135—223. — *Игошина К. Н.* Некоторые географические связи флоры Урала и их значение для палеогеографии. — В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970, с. 346—351. — *Кипиани М. Г., Колбутов А. Д.* Палеогеография севера Западно-Сибирской низменности и Русской равнины в позднем плейстоцене и голоцене. — В кн.: Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. Л.: Гидрометеоиздат, 1970, с. 356—362. — *Комаров В. Л.* Избранные сочинения. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 841 с. — *Коржинский С. И.* Следы древней растительности на Урале. — Изв. Академии наук, 1894, сер. 5, № 1, с. 21—31. — *Крашенинников И. М.* Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. — Сов. ботаника, 1937, № 4, с. 16—45. — *Никитин П. А.* Четвертичные семенные флоры с низовьев р. Иртыша. — В кн.: Тр. Биол. ин-та Томск. гос. ун-та, 1938, т. 5, № 1, с. 143—180. — *Никитин П. А.* Четвертичные семенные флоры берегов р. Оби. — Материалы по геологии Западной Сибири, 1940, № 12 (54), с. 1—35. — *Сухоруков А. М., Крылова Л. И.* Опорный разрез тобольского горизонта среднего плейстоцена на р. Нице (Среднее Зауралье). — В кн.: Плиоцен и плейстоцен Урала: Материалы к 11 конгрессу INQWA, ч. 1. Препринт. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1982, с. 30—39. — *Флора* северо-востока европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974. 274 с. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, т. 1, 1934. 302 с.; т. 7, 1937. 792 с.; т. 23, 1958. 776 с. — *Chandler M. E. J.* Geological history of genus *Stratiotes*. — Quart. J. Geol. Soc., 1923, vol. 79, part 2, p. 117—138. — *Welsh S.* Anderson's flora of Alaska and adjacent parts of Canada. Utah, 1974. 724 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 V 1984.

УДК 551.79 Бот. журн., т. 70, № 3

Н. В. Гурьев

ОСТАТКИ ДВУХ ВИДОВ РОДА *LINDERA* (*LAURACEAE*) ИЗ СРЕДНЕСАРМАТСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ БЛИЗ г. КРЫМСКА (СЕВЕРНЫЙ КАВКАЗ)

N. V. GURYEV. LEAF REMAINS OF TWO *LINDERA* SPECIES (*LAURACEAE*) FROM THE MIDDLE SARMATIAN DEPOSITS NEAR KRYMSK TOWN (NORTHERN CAUCASUS)

Описаны два вида рода *Lindera* из среднего сармата окрестностей г. Крымска: *L. zajtseviae* и *L. ovata*. Особенности анатомии эпидермы, изученные по кутикуле, хорошо сохранившейся на нескольких образцах, указывают на близость *L. zajtseviae* к современному *L. subumbelliflora*, произрастающему на Яве и Суматре в горных лесах. По морфологии листовой пластинки *L. zajtseviae* близок к *L. sericea* из Японии. Остатки, описанные как *Cinnamomophyllum edwardsii*, наиболее близки к *L. zajtseviae* по строению эпидермы, но отличаются жилкованием. *L. ovata* ранее на Кавказе был известен только из понта Абхазии. Он также имеет близкие современные виды в Юго-Восточной Азии.

Среднесарматская флора окрестностей г. Крымска (Пашков, 1965; Гурьев, 1984) характеризуется обилием остатков растений, принадлежность которых к сем. *Lauraceae* является несомненной, тогда как родовые связи этих ископаемых форм проявляются менее четко.

Хорошая сохранность отпечатков и фитолейм флоры Крымска, равно как и обилие материала, позволили провести детальное сравнение растительных остатков из Крымска с гербарным материалом и показали принадлежность ряда образцов к роду *Lindera*. Один из видов рода *Lindera* флоры Крымска на основании комбинации признаков (форма и жилкование листа, строение устьичного аппарата, форма основных клеток нижней эпидермы листа) я описываю как новый — *L. zajtseviae*. *L. ovata*, представленный тремя отпечатками листьев без фитолейм, имеет явное сходство с образцами из понта Кодора, однако подобный тип листа встречается также и у других родов.

Одна из трудностей определения ископаемых покрытосеменных из сем. *Lauraceae* — отсутствие у них связи между формой листа и особенностями жилкования, с одной стороны, и признаками анатомического строения эпидермы — с другой, поэтому сравнение проводили одновременно в двух аспектах: по внешнему строению листа и строению эпидермы. Очевидно, совпадение всех признаков ископаемого с каким-либо одним видом современного рода является менее вероятным, чем сходство отдельно по жилкованию и структуре эпидермы, выбор современного вида-эквивалента при этом усложняется. Приоритет признаков кутикулы перед признаками жилкования листа, или, наоборот, может определяться степенью сходства структур, или иными обстоятельствами (степень изменчивости, особенности географического распространения). В случае с *L. zajtseviae* не представляется возможным установить, какой из современных видов — *L. subumbelliflora* (Blume) Kosterm. (наиболее близкий по строению кутикулы) или *L. sericea* Blume (наиболее близкий по жилкованию листа) — является более близким к ископаемому и какой метод — анатомический или морфологический — в данном случае приоритетный. Известен, однако, другой подход, когда сначала отбирают современные виды, сходные с изучаемым ископаемым по форме и жилкованию листа, а затем проводят сравнение этих видов с ископаемым по кутикуле (см., например, Dilcher, Dolph, 1970). В таком случае виды, имеющие сходное строение кутикулы, но различающиеся внешними особенностями листа, выпадают из рассмотрения. Приоритет при таком подходе отдается признакам жилкования и формы листовой пластинки. В том случае, если среди современных видов, сходных с ископаемыми по морфологическим признакам, не найдется ни одного со сходным строением эпидермы, очевидна потеря информации как из-за отсутствия сравнения (описание без сравнения неполно), так и из-за неполноты выявления связей между ископаемой формой и современными родственными видами. Основным общим недостатком обоих подходов являются, однако, неполная изученность или недоступность современных растений для многих авторов.

Изучение материала по новому виду рода *Lindera* — *L. zajtseviae* — выявило разную степень изменчивости некоторых признаков. Нижняя эпидерма у *L. zajtseviae* характеризуется примечательным постоянством формы и размеров структур (устьичный аппарат, основные клетки). Наибольшая изменчивость наблюдается в форме листовой пластинки, ее размерах, жилковании. Особенно вариабельны количественные признаки, число боковых жилок, угол их отхождения (от 30 до 60°), число жилок третьего порядка на 1 см длины вторичной жилки (3—6). Вторичные жилки первой пары иногда проходят параллельно краю листа, соединяясь анастомозами с более или менее выраженной краевой жилкой (и в этом случае они длинные — обр. 594), но могут быть и короткими и отходить от главной жилки под бóльшим углом (обр. 651). По жилкованию листа, форме и размеру листовой пластинки образцы 594, 651, 828 в случае отсутствия данных анатомического строения могли бы быть отнесены к разным видам.

Значительный размер листьев и клеток эпидермы у *L. zajtseviae*, так же как и у *Ocotea pashkovii* (Гурьев, 1984) и видов *Rapanea* (Пашков, 1965), возможно, свидетельствует о произрастании этих растений в мезофильных условиях — в ярусе кустарников, тогда как в первом ярусе находились, по-видимому, виды рода *Cinnamomum* (*Lauraceae*) и *Persea pliocenica* (Laurent) Kolak. Условия произрастания современных видов рода *Lindera* позволяют заключить, что это было дерево или кустарник, вероятно, влажно-теплоумеренного климата. Это подтверждается и другими данными: общим составом флоры Крымска (Пашков, 1965; Гурьев, 1984) и флорой диатомей, в которой, по устному сообщению Т. Ф. Козыренко, отсутствуют холодноводные виды.

О роли *Lindera ovata* в составе растительности того времени судить трудно, так как в ископаемом комплексе Крымска пока обнаружено лишь 3 отпечатка листьев этого вида, но ясно, что она была меньшей, чем роль *L. zajtseviae*, представленного бóльшим числом образцов. Возможно, эти виды росли раздельно, поэтому более малочисленными в коллекции оказались отпечатки *L. ovata*, произраставшего на большем удалении от места захоронения.

Род *Lindera*, по A. Kostermans (1957), содержит около 100 видов, распространенных преимущественно в Восточной и Юго-Восточной Азии, на островах Тихого океана и в Северной Америке. Представители этого рода являются наиболее обычными наряду с представителями родов *Cinnamomum*, *Litsea* и другими древесными породами в Китае, Вьетнаме, Бирме, Лаосе. Некоторые виды рода *Lindera* листопадны и распространяются на север до п-ова Корея и Японии. Виды рода входят в состав субтропических и тропических лесных формаций, в частности горных лесов тропического пояса.

Согласно H. Lecomte (1914), виды рода *Lindera* Китая и Индокитая разделяются на подгруппы: с листьями циннамомоидного типа и листьями с перистым жилкованием. Промежуточные типы крайне редки.

В третичное время виды рода *Lindera* произрастали в некоторых районах, ныне лежащих вне ареала рода. Ископаемые плоды *L. therebinthoides* (Menzel) Mai из верхнемиоценовых отложений Центральной Европы изучены D. Mai (1971). M. Sturm (1971) описал и детально изучил эпидермы у *L. leptohuephe* Sturm из эоценовых отложений Месселя у Дармштадта в ФРГ.

На Кавказе найдены 4 ископаемых вида этого рода: *L. antiqua* (Heer) LaMotte и *L. ovata* Kolak. из понтических отложений Кодора (Колаковский, 1964); *L. jarmolenkoi* Imch. (Имханицкая, 1974); *L. neglecta* O. Web., описанный М. Д. Узнадзе из отложений годерзской свиты (Узнадзе, 1949). Два вида известны из более восточных районов: *L. vassilenkoi* Iljinskaja из нижнего олигоцена в Казахстане и *L. venusta* Lesq. — из эоценовых отложений на Дальнем Востоке.

Ниже приводим описания двух видов рода *Lindera* из флоры Крымска.

Lindera zajtseviae Guryev sp. nov.

(рис. 1, *1*, *4*, *5*; рис. 2, *1—4*; табл. I, *4*; табл. II, *1—6*; табл. III, *4—6*)

Листья удлиненно-эллиптические, длина от 40 до 100, ширина — 20—40 мм. Наиболее широкая часть приходится примерно посредине пластинки. Основание листа клиновидное, иногда несимметрично-клиновидное (рис. 1, *4*). Черешок 5—8 мм (рис. 1, *5*; табл. I, *4*). Край листа цельный, утолщенный, слегка подвернутый. Жилкование камптодромно-брохидодромного типа. Главная жилка прямая, у основания листовой пластинки около 1 мм толщ. Вторичные жилки соединяются друг с другом и образуют близ края листа систему постепенно уменьшающихся петель. Угол отхождения вторичных жилок довольно непостоянен (в среднем около 45°), нижняя пара вторичных жилок отходит под более острым углом (в среднем около 40°). На обр. 651 с одной стороны листа вторичная жилка отходит под менее острым углом (почти 60°). Вторичные жилки (7 пар) почти супротивные в нижней части и очередные в верхней (обр. 594). Расстояние между парами вторичных жилок в средней части пластинки около 15 мм (обр. 594). Интеркалярные жилки короткие, выражены очень слабо.

Нижняя пара вторичных жилок отходит в 10—18 мм выше основания листа, идет параллельно краю листа и образует ряд анастомозов с краевой жилкой, выраженной в различной степени на разных образцах (рис. 1, *4*, *5*). В местах отхождения 2—3 нижних пар вторичных жилок имеются небольшие углубления неясной пока природы (обр. 594). Первая пара вторичных жилок (обр. 594, 828) может быть развита значительно сильнее, чем последующие, и доходить до середины листа. Жилки третьего порядка отходят под прямым или почти прямым углом. Их число — 4—5 на 1 см длины жилки второго порядка. Ареолы, образованные жилками последних порядков, мелкие, неправильной формы.

Тип жилкования, свойственный *Lindera zajtseviae*, встречается также у представителей рода *Litsea* и не является, следовательно, надежным диагностическим признаком. Таким образом, определение *L. zajtseviae* возможно только при наличии материала с сохранившимися кутикулами.

Верхняя эпидерма у обр. 524 сложена почти изодиаметрическими клетками около 25 мкм в диам. Стенки клеток крупнозубчатые до лопастных с хорошо заметными четковидными образованиями. Надсосудистые участки хорошо выделяются удлиненными, более узкими, чем основные, клетками с более прямыми стенками 25—30×15 мкм. Кутикула верхней стороны листа у обр. 828 позволяет судить об изменчивости клеток верхней эпидермы. Они имеют такую же изодиаметрическую форму, как у обр. 524, близкие размеры клеток (20—25 мкм), но отличаются почти совершенно гладкими (лишенными волнистости

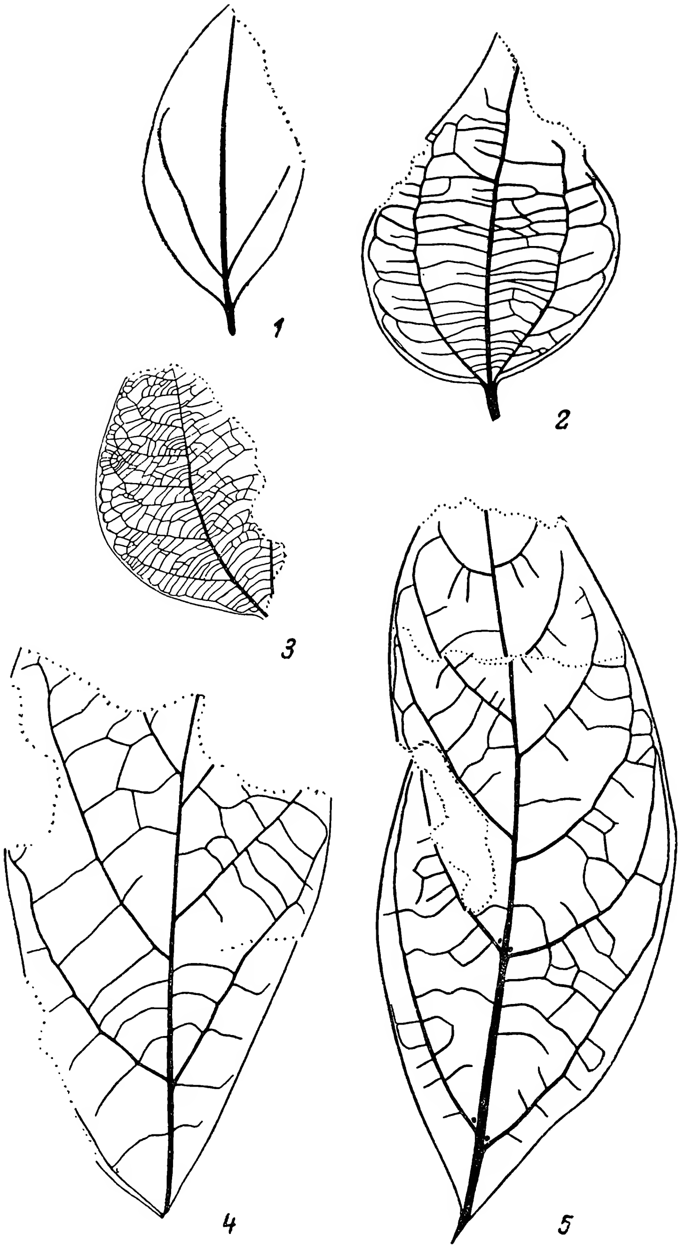


Рис. 1. *Lindera zajtseviae* (*1*, *4*, *5*) и *L. ovata* (*2*, *3*).
1 — обр. 828, *2* — обр. 646, *3* — обр. 842, *4* — обр. 651, *5* — обр. 594.

или четковидных образований) стенками (табл. II, *6*). Углы клеток округлые. Надсосудистые участки выражены слабо.

Нижняя эпидерма. Ареолы, образованные жилками последних порядков, выражены хорошо, их контуры четкие, не теряются. Форма ареол от эллиптической до округлой. Размеры около 200×300 мкм. Клетки ареол имеют неправильную форму, стенки их волнистые до крупнозубчатых, размеры в среднем 20×35 мкм. Надсосудистые клетки расположены в 2—3 рядах, вытянутые, с меньшей волнистостью стенок, размеры 15×35 мкм. Устьичный аппарат парацитного или аномоцитного типов, неправильно округлой формы, его размеры около 50×65 мкм. Устьица округлые или эллиптические с более длинной продольной осью (около 19×21 мкм). Особенностью устьичного аппарата является наличие побочных клеток, сильно отличающихся от основных клеток эпидермы. Одна из побочных клеток обычно имеет полулунную или сер-

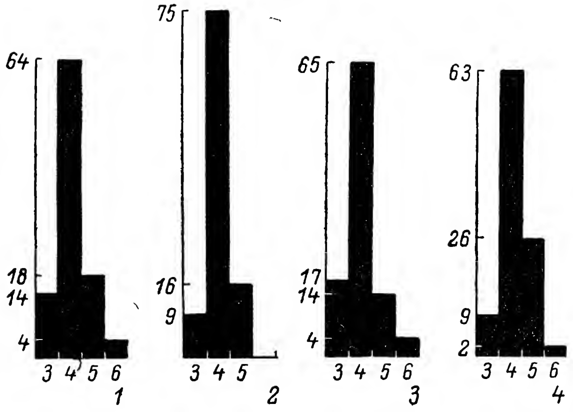


Рис. 2. Гистограммы, показывающие зависимость числа устьиц от числа околоустьичных клеток у *Lindera zajtseviae*.

На осях абсцисс — число околоустьичных клеток, *на осях ординат* — число устьиц. *1* — обр. 828, *2* — обр. 524, *3* — обр. 651, *4* — обр. 594.

повидную форму, что, по-видимому, связано с происхождением от различных меристемоидов (Patel, 1978). Устьице обычно имеет 4 околоустьичные клетки. По этому признаку все образцы с кутикулами обнаруживают заметное постоянство (рис. 2). Устьиц в среднем 19 на одну ячейку, распределены они равномерно в пределах ареолы, какая-либо ориентация у них отсутствует.

Голотип: Отпечаток листа на обр. 594 и препарат кутикулы с того же образца (кол. 1643, БИН), низы среднего сармата окрестностей г. Крымска.

Исследованные образцы: 313, 524, 594, 651, 728, 828 и многочисленные фрагменты.

Вид назван в честь ботаника Н. А. Зайцевой.

Для целей определения и сравнения *L. zajtseviae* были изготовлены и изучены 60 кутикулярных препаратов 34 современных видов рода *Lindera* из Старого и Нового Света. Сравнение данных, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа, проводили на заключительном этапе и только с одним современным видом *L. subumbelliflora* (табл. III). Выбор этого вида был сделан на основании его наибольшего сходства с ископаемым видом по данным световой микроскопии.

Как отмечалось выше, характерным признаком *L. zajtseviae* является наличие в устьичном аппарате непарных побочных клеток серповидной или полулунной формы. Это, так же как и крупные основные клетки с незначительной волнистостью стенок, кое-где переходящей в крупные зубцы, очень сближает *L. zajtseviae* с несколькими современными восточно-азиатскими видами рода и особенно с *L. subumbelliflora*, произрастающим на Яве и Суматре в составе горных лесов на высоте 400—3000 м над ур. м. Листовая пластинка современного вида отличается от ископаемого как размерами (около 50 мм дл., очень редко до 130 мм, и 10—20 мм шир.), так и более частыми вторичными жилками. Изредка у *L. subumbelliflora* встречаются листья (очень мелкие) такого же, как у *L. zajtseviae*, типа жилкования. Гораздо более сходной, если не тождественной с листьями *L. zajtseviae*, является морфология листа другого современного вида — *L. sericea* Blume, особенно по сравнению с обр. 651 флоры Крымска. Наиболее значительные черты сходства отмечены в признаках вторичного и третичного жилкования. Нижняя пара вторичных жилок у *L. zajtseviae* и *L. sericea* развита слабее, отходят они под углом иногда большим, иногда меньшим, чем угол отхождения последующих пар. Жилкование в нижней части листовой пластинки при этом асимметричное. Эти особенности встречаются и у других видов рода *Lindera*, например у современного североамериканского *L. benzoin* (L.) Blume и ископаемого *L. antiqua* (Heer) LaMotte (Имханицкая, 1974, рис. 17, фиг. 1). Этот же тип жилкования встречается и в роде *Litsea*.

Современные *Lindera sericea* и *L. benzoin* имеют, однако, совершенно другое строение нижней эпидермы. *Cinnamomophyllum edwardsii* (Bandulska) Weyl et Kilpp. из нижнерейнских буроугольных отложений (Фриммерсдорф) (Weyland, Kilpper, 1963) весьма сходны с *L. zajtseviae* типом строения устьиц и формой основных клеток верхней и нижней эпидермы, такой же, как у обр. 828. Этот вид несколько отличается от *L. zajtseviae* более округлой апертурой устьиц, наличием кутикулярных утолщений близ апертуры, более прямыми стенками клеток как верхней, так и нижней эпидермы и явно циннамомоидным типом жилкования. Кроме большого сходства *Cinnamomophyllum edwardsii* с приводимым этими же авторами *C. polymorphum* (A. Br.) Kraus. et Weyl., первый вид, насколько можно судить по крайне схематичному рисунку, имеет мало общего с *Litsea edwardsii* Bandulska из эоцена Борнемута (Bandulska, 1926) в строении листовой пластинки и несколько отличается особенностями апертуры устьиц. Необходимо, однако, подчеркнуть, что все 4 ископаемые формы (*Cinnamomophyllum edwardsii*, *C. polymorphum*, *Litsea edwardsii* и *L. zajtseviae*) очень сходны между собой по строению нижней эпидермы, но значительно отличаются друг от друга жилкованием листьев.

Ископаемый вид *L. leptohuephe* (Sturm, 1971) имеет лишь незначительное сходство с *L. zajtseviae* по жилкованию листовой пластинки. Лист у *L. leptohuephe* большей ширины, и базальные жилки у него развиты сильнее. Различия отмечены в форме основных клеток эпидермы и в строении устьичного аппарата.

Lindera ovata Kolak.

(рис. 1, *2*, *3*; табл. I, *1—3*)

L. ovata Kolak. 1957, Тр. Сух. бот. сада, 10 : 272, табл. 14, фиг. 4, 5; табл. 15, фиг. 1; он же, 1960, Тр. Сух. бот. сада, 13 : 44, табл. 9, фиг. 3; он же, 1964, Сух. бот. сад. Моногр. 1 : 106, табл. 40, фиг. 1—5. Имханицкая, 1974 в кн.: Ископ. цветк. раст. СССР, 1 : 42, табл. 18, фиг. 6—10.

Листья широкояйцевидной формы. Наиболее широкая часть находится в нижней половине листа. Длина примерно от 55 до 100, ширина — от 35 до 90 мм. Черешок 10—12 мм шир., сплюснутый. Верхушка не сохранилась. Основание листа широкоокруглое, низбегающее. Край листа цельный, утолщенный. Главная жилка прямая, у основания листовой пластинки около 1 мм шир. Жилкование дланевидное, камптодромно-брохидодромного типа. Базальные жилки отходят от основания листа, развиты очень сильно и доходят до верхней трети листа. В месте отхождения от главной жилки они имеют почти равную с ней толщину. Вторичные жилки развиты слабо (имеются только в верхней части листа) или вовсе отсутствуют (рис. 1, *2*). Угол отхождения базальных жилок — 50—55°. Главная и базальные жилки соединяются частыми поперечными анастомозами (5—6 на 1 см). В нижней части листа имеются краевые жилки, представляющие собой ответвления базальных жилок. Ареолы, образованные жилками последних порядков, очень мелкие, неправильно-прямоугольной формы (25—30 на 1 см).

Исследованные образцы: ЗК1, 646, 842 (кол. 1643, БИН).

Наибольшее сходство по форме и жилкованию листа имеется между обр. ЗК1 из Крымска и обр. 5845 из Кодора (Колаковский, 1964, табл. 40, фиг. 1). Детали жилкования обнаруживают почти полное тождество. По форме листа и основным деталям жилкования у обр. 646 флоры Крымска также имеется большое сходство с обр. 4070 из Кодора. В. С. Корнилова и Л. Б. Токарь (1972) приводят описание *L. ovata* из олигоцена Шинтузсая. Отсутствие фотографий в статье не позволяет детально сравнить материал авторов с образцами из Крымска. Основные черты жилкования и форма листа ископаемых из Крымска и Шинтузсая довольно близки. Однако Корнилова и Токарь пишут о сходстве их отпечатков с гербарными образцами и изображениями *L. triloba* Blume в работе Н. Н. Имханицкой (1967). Согласно данным Имханицкой (1967), цельные листья видов рода *Sassafras* трудно отличимы даже при наличии кутикул от цельных листьев *Lindera triloba*. Один из видов рода *Sassafras* присутствует во флоре Шинтузсая.

Из современных видов рода *Lindera* наиболее близким к *L. ovata* по форме и жилкованию листа является *L. cercidifolia* Hemsl. (Имханицкая, 1974, табл. 18, фиг. 11). Отличительные черты — более вытянутая верхушка у современного; утолщенный и цельный край у ископаемого, а также отличия в консистенции листа (лист ископаемого был толстым, гладким с едва выступавшими над его поверхностью жилками, его поверхность была глянцевой, как это видно на отпечатках из Кодора и Крымска).

В заключение выражаю признательность И. А. Ильинской и С. Г. Жилину за ценные советы в ходе написания статьи и А. А. Колаковскому за просмотр фотоматериалов и ряд важных замечаний.

ЛИТЕРАТУРА

Гурьев Н. В. Интересные *Lauraceae* среднесарматской флоры окрестностей города Крымска. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 10, с. 1297—1303. — *Имханицкая Н. Н.* Сравнительно-морфологическое изучение листа видов рода *Sassafras* и *Lindera triloba* Blume. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 6, с. 782—799. — *Имханицкая Н. Н. Lindera* Thunb. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР, т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 42—44. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора. — Сух. бот. сад. Моногр. 1, 1964. 211 с. — *Корнилова В. С.*, *Токарь Л. Б.* Лавровые из олигоценовых отложений Шинтузсая (Центральный Казахстан). — Биология и география, 1972, вып. 7, с. 5—11. — *Пашков Г. Д.* Находки новых растений сарматской флоры Западного Предкавказья. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 8, с. 1068—1077. — *Узнадзе М. Д.* Описание флоры годерзской свиты. — В кн.: Тр. Геол. инст. АН ГССР, сер. геол., 1949, с. 302—311. — *Bandulska H.* On the cuticles of some fossil and recent *Lauraceae*. — Journ. Linn. Soc., 1926, vol. 47, p. 383—425. — *Dilcher D. L.*, *Dolph G. E.* Fossil leaves of *Dendropanax* from Eocene sediments of Southern North America. — Amer. Journ. Bot., 1970, vol. 57, N 2, p. 153—160. — *Kostermans A. J. G. H. Lauraceae.* — Reinwardtia, 1957, vol. 4, pt 2, p. 193—256. — *Lecomte H.* Lauracées. — In: Flore générale de l'Indo-Chine. Paris, 1914, t. 5, p. 107—158. — *Mai D.* Über fossile *Lauraceae* und *Theaceae* in Mitteleuropa. — Fed. repert., 1971, Bd 82, Hf 5, S. 313—341. — *Patel J. D.* How should we interpret and distinguish subsidiary cells. — Bot. Journ. Lin. Soc., 1978, vol. 77, N 1, p. 65—72. — *Sturm M.* Die eozene Flora von Messel bei Darstadt. I. *Lauraceae.* — Palaeontographica, 1971, Bd 134 (B), Lfg 1—3, S. 1—60. — *Weyland H.*, *Kilpper K.* Kritische Untersuchungen zer Kutikularanalyse Tertiarer Blatter. VI. — Palaeontographica, 1963, Bd 113 (B), Lfg 5—6, S. 93—116.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 V 1984.

УДК 582 : 582.772.2

Бот. журн., т. 70, № 3

А. И. Погосян

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *ALLIUM DERDERIANUM* (*ALLIACEAE*)

A. I. POGOSIAN. CYTOTAXONOMIC STUDY IN *ALLIUM DERDERIANUM* (*ALLIACEAE*)

Приведено описание двух новых популяций редкого вида *Allium derderianum* из Армении и Нахичеванской АССР и дана карта его общего распространения. На основании изучения гербарного и в особенности живого материала выявлены признаки внутривидовой фенотипической изменчивости. Впервые излагаются результаты морфометрического анализа кариотипов *A. derderianum.* Обсуждаются некоторые вопросы морфологической организации В-хромосом у видов рода.

Allium derderianum Regel — редкий, весьма декоративный вид из родства *A. akaka* S. G. Gmel. ex Schult. et Schult. fil. и *A. materculae* Bordz., достаточно хорошо отличающийся от них беловато-розоватыми с пурпурной жилкой листочками околоцветника, значительно укороченной цветочной стрелкой, вследствие чего соцветие находится почти на уровне почвы, улиткообразно свернутыми листьями, пурпурно-фиолетовыми пыльниками, продолговато-грушевидной завязью, широковато-грушевидной коробочкой (рис. 1). Этот вид приурочен к значительно большим высотам, чем *A. materculae* и *A. akaka.*

A. derderianum, *A. materculae* и *A. akaka* по особенностям строения цветка и соцветия группируются в комплекс близкородственных видов, произрастающих в Восточном и Южном Закавказье, Северном Иране и Турции. Вышеуказанные виды (и еще 10 других, в основном эндемичных для флоры Ирана) P. Wendelbo (1971) выделяет в новую секцию *Acanthoprason* Wendelbo, тип секции *A. akaka.* Я считаю интересным исследование кариотипа *A. derderianum* для дальнейшего сравнения с кариотипами *A. materculae* и *A. akaka.*

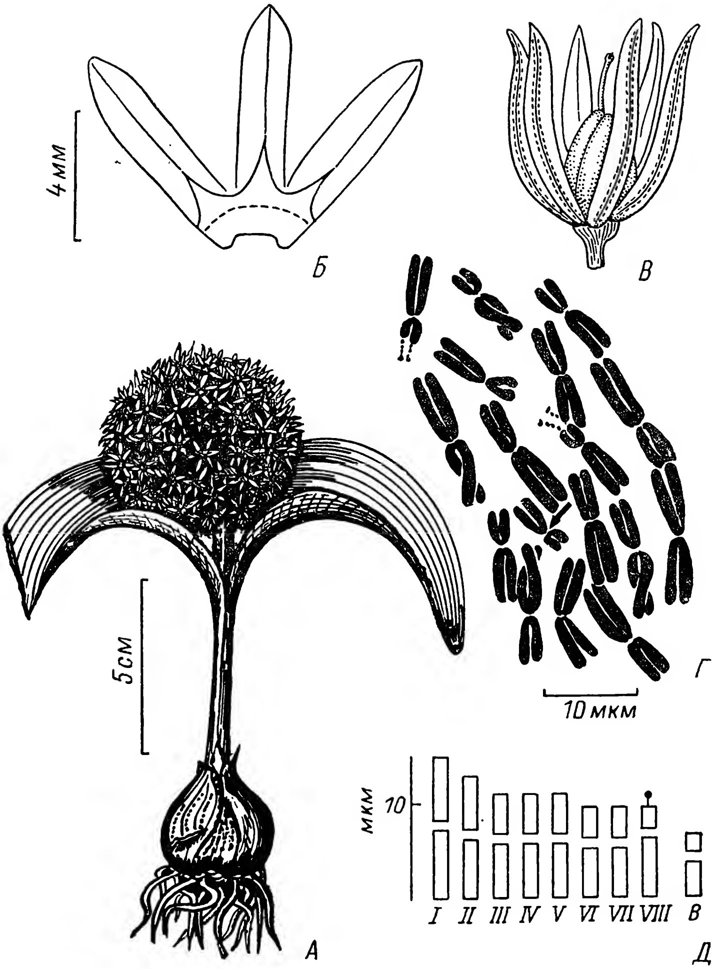


Рис. 1. *Allium derderianum.*

А — экземпляр из хуступской популяции (Армения); *Б* — околоцветник, *В* — коробочка, *Г* — хромосомный набор, 2n=16+1В (*стрелкой* указана В-хромосома); *Д* — кариограмма.

Материал и методика

Материал для исследований (гербарий, луковицы, семена) был собран мною во время экспедиций 1979, 1982 и 1983 гг. в Кафанский (Армения) и Ордубадский (Нахичеванская АССР) районы. В работе приводятся номера цитологически изученных гербарных образцов, которые хранятся в Гербарии Института ботаники АН АрмССР (ERE).

Хромосомы изучали в меристеме кончиков корней, которые обрабатывали по 2 ч в 0.2%-ном водном растворе колхицина и 0.002 М растворе 8-оксихинолина. Фиксация по Баталья (5 : 1 : 1 : 1). Окраска по Фёльгену. Раздавливание корней в 45%-ной уксусной кислоте. Препараты заключали в бальзам после проводки через бутиловый спирт и ксилол.

Классы хромосом приняты в соответствии с предложенными (Агапова, Гриф, 1982) уточнениями: метацентрические хромосомы с центромерным индексом $I^c=50.0-37.5$, субметацентрические, $I^c=37.4-25.0$, субакроцентрические, $I^c=24.9-12.5$, акроцентрические, $I^c=12.4-0$.

Результаты и обсуждение

A. derderianum описан Э. Л. Регелем из Северного Ирана. Позднее А. И. Введенский (1935 : 259) в примечаниях к описанию этого вида указывал: «приводится для Южного Закавказья, откуда я не видел экземпляров», не ссы-

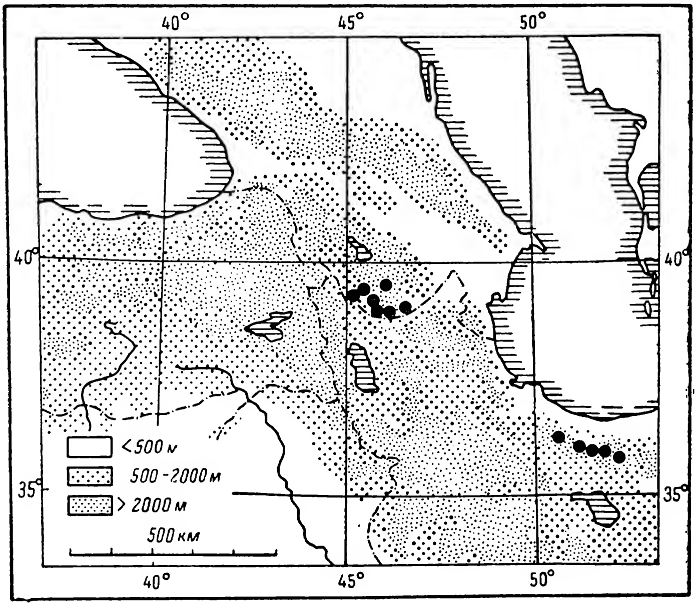


Рис. 2. Общее распространение *Allium derderianum*.

1 — высота менее 500 м над ур. м., *2* — 500—2000, *3* — менее 2000.

лаясь на конкретных авторов. Вероятно, одним из них был А. А. Гроссгейм (1928), который приводил этот вид в первом издании «Флоры Кавказа», но во втором издании исключил его из состава кавказской флоры, отметив, что «*A. derderianum* приводился мною на основании ошибочного определения *A. woronowii*» (Гроссгейм, 1940 : 268). В более поздней работе, посвященной таксономии луков Ирана, Wendelbo (1971) считает *A. derderianum* эндемиком Северного Ирана, где популяции этого вида в основном приурочены к северным макросклонам центрального Эльбурса (Чалуз, Коджур, Фируз-кух, Кандеван и др.).

Изучение материалов Гербария Института ботаники АН АрмССР (ERE) показало, что *A. derderianum* произрастает также в Нахичеванской АССР, на высоте 2500—3000 м над ур. м. (горы Большой и Малый Союх, гора Балга, юго-западные склоны Зангезурского хребта, верховья р. Алинджа). На рис. 2 представлена карта общего распространения вида.

В последнее время Э. Ц. Габриэлян приводит *A. derderianum* как новый вид для флоры Армении, низводя близкий к нему *A. woronowii* Miscz. в синонимы этого вида и указывая: «нами собран в Кафанском районе, на вершине г. Хуступ, южный макросклон со стороны Шишкерта, 5 VII 1979, Э. Габриэлян, ERE 195 959» (Габриэлян, Таманян, 1982 : 135). Однако необходимо отметить, что между *A. derderianum* и *A. woronowii* имеются значительные различия: у *A. woronowii* «околоцветник ярко-розовый, 4—5 мм дл., листочки его продолговато-линейные, тупые, с зеленой полоской посередине спинки» (Гроссгейм, 1940 : 139), тогда как у *A. derderianum* «околоцветник ширококолокольчатый, грязновато-белый, 8 мм дл., жилка пурпурно-фиолетовая, листочки околоцветника узкоэллиптические, продолговатые, островатые» (Wendelbo, 1971 : 72). Я был участником экспедиции 1979 г. на гору Хуступ, описал эту единственную в Армении и самую северную популяцию и собрал материал для цитологических исследований. Эта область как часть пограничной в ботанико-географическом отношении Сомхето-карабахской провинции, по Н. И. Кузнецову (1909), замечательна многими редкими и эндемичными видами (Габриэлян, Еленевский, 1961), находящимися на границах своих ареалов: северной для армяно-иранских (*A. derderianum*), южной — для кавказских и аркто-альпийских, восточной — для гирканских элементов.

Ниже приводим описание хуступской популяции *A. derderianum*. Данная популяция занимает площадь около 30 м², состоит из 70—80 разновозрастных особей, растущих рассеянно на каменисто-щебнистой осыпи, которая расположена на южном склоне вулканического вершинного конуса, покрытого мощным слоем базальтовых лав. Плотность популяции около 3—4 особей на 1 м^2. Число цветущих особей составляло около 75 %. Популяция отличалась небольшими выравненными по общему облику растениями высотой 9—10 см; крупные широколистные формы с мощным соцветием, характерные для южных популяций, здесь отсутствовали. Основной аспект растительности этой щебнисто-каменистой осыпи составляли злаки и виды родов *Astragalus* L., *Androsace* L., *Cerastium* L., *Gentiana* L., *Gagea* Salisb. и др.

Во время одной из последующих экспедиций 1982 г. в Нахичеванскую АССР Габриэлян и я независимо друг от друга обнаружили еще две новые популяции *A. derderianum*: АзССР, НахАССР, Ордубадский р-н, Капуджухский горный массив, выше с. Насирваз (Месропаван), подножие горы Карадаш, 5 VI 1982, А. Погосян, ERE 118 901; там же: выше с. Насирваз, отроги горы Капуджух, 2000—2500 м над ур. м., 5 VI 1982, Э. Габриэлян, ERE 118 756. Популяции располагались на расстоянии 4—5 км друг от друга. Обнаруженная мною популяция *A. derderianum* занимала небольшую площадь, около 2.5—3 м^2, и состояла из 23—25 разновозрастных особей, образующих небольшую куртину на песчаной осыпи юго-западного склона горы Карадаш, в 100 м выше по склону располагался небольшой снежник. В этой популяции наряду с небольшими растениями высотой 9—10 см, характерными для хуступской популяции, встречалось несколько особей высотой 14—17 см, выделявшихся мощным соцветием и значительно более широкими улиткообразно свернутыми листьями. Плотность популяции около 10 растений на 1 м^2. Число цветущих особей около 70 %. Здесь же на песчаной осыпи произрастали *Leopoldia caucasica* (Griseb.) Losinsk., *Fritillaria kurdica* Boiss. et Noë, рядом по более влажным местам — *Colchicum szovitsii* Fisch. et C. A. Mey., *Ornithogalum magnum* Krasch. et Schischk. и др.

Таким образом, для *A. derderianum* в настоящее время известны около 6 популяций из Нахичеванской АССР и одна популяция из Армении (рис. 2). Исследованные нами популяции этого вида значительно различаются сроками цветения, высотной амплитудой, габитуальными признаками. Знакомство с гербарным материалом и изучение отдельных живых экземпляров *A. derderianum* из вышеописанных популяций привело нас к заключению, что этот вид имеет две несколько различающиеся по окраске околоцветника формы. В природных популяциях и гербарии встречались как экземпляры с листочками околоцветника беловатого цвета с менее интенсивно выраженной фиолетовой жилкой, так и имеющие листочки околоцветника с более розоватым фоном и гораздо интенсивнее окрашенной пурпурно-фиолетовой жилкой.

Число хромосом у *A. derderianum* сообщалось нами в ранее опубликованной работе (Погосян, 1983). В 13 образцах установлено одно и то же диплоидное число 2n=16, за исключением двух образцов из той же популяции, в хромосомном наборе которых обнаружено по одной В-хромосоме, 2n=16+1B.

Изученный образец: АрмССР, Кафанский р-н, вершина горы Хуступ, южный макросклон со стороны Шишкерта, 5 VII 1979, Э. Габриэлян, ERE 115 959.

Общая характеристика исследованных нами хромосомных наборов *A. derderianum* и результаты морфометрического анализа основных параметров хромосом этого вида представлены в таблице и на кариограмме (рис. 1, *Д*).

В хромосомном наборе *A. derderianum* имеются семь пар (I—VII) симметричных (разной степени симметричности) хромосом и одна пара (VIII) асимметричных. I пара — метацентрическая, наиболее длинная в наборе; II пара — метацентрическая, значительно более короткая; остальные пять пар (III—VII) являются менее симметричными (по сравнению с I—II парами) метацентриками. Изучение этой группы метацентриков показало, что ее можно разделить на более дробные группы: в первую входят три пары хромосом (III—V), во вторую две пары (VI и VII), последние наименее симметричные в наборе. Вышеуказанные пять пар (III—V и VI и VII) наиболее обоснованно рассматривать как две группы гомеоморфных метацентриков разной степени симметрии и длины, без выделения индивидуальных гомологичных пар.

Сравнительная характеристика соматических хромосом
(в пересчете на гаплоидный набор) *Allium derderianum*

Хромосомные пары	Длина плеч, мкм	Общая длина хромосом, мкм	Центромерный индекс Ic, %
I	7.24—7.83	15.07	48.04
II	6.34—7.00	13.34	47.52
III—V	4.83—6.87	11.70	41.28
VI—VII	3.86—5.95	9.81	39.34
VIII	2.93—6.32	9.25	31.67
В-хромосома	1.72—4.20	5.93	29.17

Указанный на кариограмме (рис. 1, *Д*) порядок расположения хромосомных пар по длине в каждой из выделенных нами гомеоморфных групп в значительной мере условен, так как различия внутри групп настолько незначительны, что их место в кариограмме может меняться за счет разной степени спирализации. В таблице приводятся средние параметры групп. Наконец, совершенно четко выделяется последняя пара (VIII) спутничных субметацентрических хромосом (см. таблицу; рис. 1, *Г*, *Д*). Это, как правило, самые асимметричные хромосомы в наборе, несущие маленький, точечный спутник, прикрепленный к короткому плечу.

Таким образом, в кариотипе *A. derderianum* достоверно идентифицируются две пары (I, II) метацентрических гомологов разной относительной длины, но близкого центромерного индекса, и одна пара (VIII) спутничных субметацентриков. Отношение числа метацентрических и субметацентрических хромосом составляет 7 : 1, следовательно, *A. derderianum* имеет четко выраженный симметричный кариотип.

В настоящее время известно более 720 видов цветковых растений с В-хромосомами (Мошкович, 1979), из которых для сем. *Alliaceae* указывается около 30 видов. В-хромосомы для рода *Allium* впервые обнаружил A. Levan (1935) у *A. allegheniense* Small, 2n=14+0—4B. Многочисленные публикации о выявлении В-хромосом у видов рода *Allium* начали появляться в 1950—1980 гг. Большинство авторов (ХЧЦР, 1969; [1] Чешмеджиев, 1970, 1971, 1973; Cheshmedjiev, 1976; Bothmer, 1975, и др.) указывают на факт выявления В-хромосом у отдельных видов в работах по определению хромосомных чисел луков. Некоторые авторы (Grun, 1959; Tschermak-Woess, Schiman, 1960; Sen Sumitra, 1974; Bougourd, Parcer, 1975, 1979a, b) изучали вопросы распределения, поведения, механизмов аккумуляции, фенотипического эффекта, происхождения, влияния и роли В-хромосом в популяциях некоторых видов рода *Allium*. В последнее время появились работы по изучению полиморфизма В-хромосом луков при помощи методов дифференциального окрашивания (Loidl, 1982, 1983). О выявлении В-хромосом у *A. derderianum* (2n=16+1B), *A. fominianum* Miscz. ex Grossh. (2n=16+2B), *A. cardiostemon* Fisch. et C. A. Mey. (2n=16+1B) я сообщал в раннее опубликованной работе (Погосян, 1983).

В-хромосомы цветковых растений, как правило, значительно меньше хромосом нормального набора, вследствие чего у мелкохромосомных видов установление их основных морфометрических параметров связано с определенными трудностями. Многие исследователи часто не приводят морфологического типа В-хромосом, ограничиваясь указанием их средней длины, или сравнивают длину В-хромосом с какой-либо наиболее четко идентифицируемой парой хромосомных гомологов из нормального набора. Например, S. Bougourd и I. Parcer (1975) при описании кариотипа *A. schoenoprasum* L. с двумя В-хромосомами указывают, что размер длинной В-хромосомы составляет 27, а короткой — 22 % от длинного плеча спутничной хромосомы. Такое произвольное сравнение не дает полного представления о длине В-хромосом у этого вида и совершенно не характеризует их морфологического типа, что лишает возможности других исследователей этого рода проводить достоверный сравнительно-кариологический анализ этой категории хромосом. Между тем у большинства видов рода *Allium* В-хромосомы относительно длинные, и получение достоверных данных по величине и степени асимметрии добавочных хромосом, что необходимо для отнесения их к определенному морфологическому типу, вполне возможно.

---

[1] В список литературы включены работы, не вошедшие в справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969).

В-хромосома у *A. derderianum* значительно меньше самых коротких хромосом нормального набора. Исследование показало, что В-хромосома этого вида субметацентрического типа. Характеристика ее основных параметров представлена в таблице и на кариограмме (рис. 1, *Д*).

Изучение растений *A. derderianum* с обычным кариотипом и экземпляров с В-хромосомой не обнаружило морфологических различий. Хуступская популяция находится на крайнем севере ареала этого вида (рис. 2), после резкой дизъюнкции, и возможность какого-либо генного обмена с другими популяциями практически сведена к нулю.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Гриф В. Г. О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Введенский А. И.* Род Лук — *Allium L.* — В кн.: Флора СССР, т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 112—280. — *Габриэлян Э. Ц., Еленевский А. Г.* Некоторые замечательные черты флоры и растительности горы Хуступ (Зангезур). — Изв. АН АрмССР, биол. науки, 1961, № 14, с. 237—246. — *Габриэлян Э. Ц., Таманян К. Г.* Новые и редкие виды флоры Армении. — Биол. журн. Армении, 1982, т. 35, № 3, с. 135—137. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, т. 1. Тифлис, 1928. 296 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа, изд. 2-е, т. 2. Баку, 1940. 284 с. — *Кузнецов Н. И.* Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. СПб., 1909. 213 с. — *Мошкович А. М.* Добавочные хромосомы покрытосеменных растений. Кишинев: Штиинца, 1979. 164 с. — *Погосян А. И.* Анализ морфометрических параметров хромосом некоторых кавказских видов рода *Allium* L. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР, вып. 7, 1981, с. 39—59. — *Погосян А. И.* Числа хромосом некоторых видов рода *Allium* L. (*Alliaceae*), распространенных на территории Армении и Ирана. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 5, с. 652—660. — *Хромосомные* числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с. — *Чешмеджиев И. В.* К цитосистематике некоторых видов рода *Allium* L. флоры Болгарии. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 8, с. 575—583. — *Чешмеджиев И. В.* Цитосистематическое исследование некоторых видов родов *Allium* L. и *Nectaroscordum* Lindl. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 11, с. 1644—1657. — *Чешмеджиев И. В.* К цитосистематике некоторых болгарских видов рода *Allium* L. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 6, с. 864—875. — *Bothmer R., von.* Karyotype variation on *Allium bourgeaui.* — Hereditas (Lund), 1975, vol. 79, p. 125—132. — *Bougourd S. M., Parcer I. S.* The B-chromosome system of *Allium schoenoprasum* L. I. Distribution. — Chromosoma (Berl.), 1975, vol. 53, № 3, p. 273—282. — *Bougourd S. M., Parcer I. S.* The B-chromosome system of *Allium schoenoprasum* L. II. Stability inheritance and phenotipic effects. — Chromosoma (Berl.), 1979a, vol. 75, N 1/2, p. 369—383. — *Bougourd S. M., Parcer I. S.* The chromosome system of *Allium schoenoprasum* L. III. An abrupt change in B-chromosome frequency. — Chromosoma (Berl.), 1979b, vol. 75, № 3, p. 385—392. — *Cheshmedjiev I. V.* IOPB-chromosome number reports. — Taxon, 1976, vol. 25, № 5—6, p. 631—649. — *Grun P.* Variability of accessori chromosomes in native populations of *Allium cernum.* — Amer. Journ. Bot., 1959, vol. 46, № 3, p. 218—225. — *Jones R. M.* B-chromosome system in flowering plants and animal species. — Int. Rev. Cytol., 1975, vol. 40, p. 1—100. — *Levan A.* Cytological studies in *Allium.* VI. The chromosome morphology of some diploid spesies of *Allium.* — Hereditas, 1935, vol. 20, № 2—3, p. 289—330. — *Loidl J.* B-chromosome in *Allium flavum* (*Liliaceae*) and related species. — Pl. Syst. Evol., 1982, № 139, p. 197—207. — *Loidl J.* Some features of heterochromatin in wild *Allium* species. — Pl. Syst. Evol., 1983, № 143, p. 117—131. — *Sen Sumitra I.* Nature and behaviour of B-chromosomes in *Allium stracheyii* Baker and *Urginea indica* Kunth. — Cytologia, 1974, vol. 39, № 2, p. 245—251. — *Tschermak-Woess E., Schiman H.* Strukturelle Hybridität und akzessorische Chromosomer bei *Allium pulchellum.* — Österr. Bot. Zeitschr., 1960, vol. 107, N 2, p. 212—227. — *Wendelbo P. Alliaceae.* — In: Flora Iranica / Ed. by K. H. Rechinger. Graz, 1971, vol. 76, p. 1—100.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 29 III 1983.

УДК 576.312.321.38 : 005 : 582.682

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ВИДОВ РОДА *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. CYTOTAXONOMIC STUDY IN THE SPECIES OF THE GENUS *PAPAVER* (*PAPAVERACEAE*) FROM NORTH-EASTERN ASIA

Излагаются результаты изучения чисел хромосом у 22 видов рода *Papaver* из северо-восточных районов Азии. Впервые публикуются документированные данные о числе хромосом у *Papaver atrovirens* — 2n=56; *P. calcareum* — 2n=42, 70, 84; *P. chionophilum* — 2n=56; *P. detritophilum* — 2n=42; *P. hypsipetes* — 2n=28; *P. multiradiatum* — 2n=42; *P. stubendorffii* — 2n=42; *P. schamurinii* — 2n=42. Обсуждаются некоторые вопросы экологии, морфологии, географии и систематики арктических маков.

Со времени выхода в свет последнего критического обзора арктических представителей рода *Papaver* (Толмачев, 1975) на северо-востоке СССР были выявлены и описаны 8 новых видов мака. В настоящей работе, обобщающей итоги кариологического изучения 22 видов рода *Papaver*, мы кратко обсуждаем некоторые вопросы экологии, морфологии, географии и систематики ряда изучавшихся таксонов. Во время работ в северо-восточных районах СССР мы исследовали более 25 видов мака и собрали довольно значительные материалы по числам хромосом у изученных растений. Некоторая часть этих материалов была опубликована ранее (Жукова, 1968; Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1980, 1981; Жукова, Тихонова, 1971, 1973; Жукова и др., 1973). Основу настоящего сообщения составляют не публиковавшиеся ранее данные, однако в ряде случаев числа хромосом приведены повторно, чтобы полнее проиллюстрировать географию исследованных образцов. Все гербарные образцы и цитологические материалы хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН), с нумерацией, приведенной ниже в таблице.

Papaver anadyrense. Этот чрезвычайно редкий вид мака отмечен пока только в нескольких пунктах Южной Чукотки на выходах карбонатных и ультраосновных пород. Однако есть основания предполагать, что безымянная крупноцветковая форма мака (гербарный № 160), собранная в Белых горах на Аляске (Gjaerevoll, 1963), относится к данному виду. Краткое описание этой формы и фотография, помещенные в цитированной выше работе, указывают на большое сходство аляскинского и чукотского растений.

P. calcareum. Нахождение трех хромосомных рас у вида, имеющего чрезвычайно ограниченный ареал (растения *P. calcareum* встречаются только на выходах известьсодержащих пород), — явление, весьма редкое. Следует добавить, что 84-хромосомные растения *Papaver* прежде вообще не были известны в Азии. До сих пор был известен только один додекаплоидный вид мака — *P. cornwallisense* D. Löve — из арктической Канады (A. Löve, 1962). Можно отметить, что изученный нами вид имеет определенное сходство с образцами *P. cornwallisense*, хранящимися в Гербарии БИНа, но степень этого сходства не позволяет отождествить эти два таксона. Причины столь своеобразной кариологической дифференциации у *P. calcareum* неясны, но очевидна необходимость дальнейшего пристального изучения этого, хотя и редко встречающегося, но весьма вариабельного вида.

P. gorodkovii. Образец № 65-198 первоначально был отождествлен с *P. walpolei* A. Porś. (Жукова, Петровский, 1971), но впоследствии его таксономическая принадлежность была уточнена. Растения 56-хромосомной расы, выделенной нами в качестве разновидности, отличаются от типичных гепсаплоидных растений более крупными размерами и бледно-розовой окраской лепестков, присущей некоторым экземплярам *P. atrovirens*. Эта разновидность именуется здесь как P. gorodkovii var. roseolum Petrovsky var. nov. A var. *gorodkovii* differt: petalis basi luteis sed apicem versus albo-roseis. Исследованный октоплоидный образец является типовым для описанной бело-розовой разновидности.

Числа хромосом у видов рода *Papaver*

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
Papaver anadyrense Petrovsky		
77-372	42	Южн. Чукотка, пос. Отрожный
77-379	42	То же
P. anjuicum Tolm.		
СГ-71-451	42	Анюйское нагорье, пос. Бараниха
78-82	42	» » р. Люпвеем
70-138	42	О. Врангеля, р. Неожиданная
70-155	42	То же
71-205	42	» » бухта Сомнительная
P. atrovirens Petrovsky		
66-182	56 *	Чукотское нагорье, пос. Полярный
71-33	56	О. Врангеля, бухта Сомнительная
P. calcareum Petrovsky		
СГ-79-26	42 *	» » р. Гусиная
СГ-71-433	42	» » р. Неизвестная
СГ-71-407	70 *	То же
СГ-69-57	70	» » р. Гусиная
СГ-79-06	84 *	То же
P. chionophilum Petrovsky		
70-173	56 *	» »
70-174	56	» »
70-77	56	» »
71-235	56	» »
71-376	56	» »
P. detritophilum Petrovsky		
СГ-80-59	42 *	Анюйское нагорье, р. Быстрянка
СГ-68-101	42	Центр. Чукотка, оз. Эльгыгытгын
СГ-68-103	42	То же
СГ-68-107	42	» »
67-163К	42	Чукотское нагорье, хр. Искатень
СГ-67-106	42	То же
СГ-74-95	42	» » р. Кувет
СГ-79-80	42	» » р. Амгуэма
СГ-79-81	42	То же
СГ-77-193	42	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
СГ-79-02А	42	То же
СГ-78-14	42	» » р. Канчалан
СГ-78-15	42	То же
СГ-79-01	42	» » оз. Безымянное
СГ-80-400	42	» » р. Энмынваам
СН-81-50	42	» » р. Танюрер
P. gorodkovii Tolm. et Petrovsky		
65-198	42	О. Врангеля, бухта Сомнительная
71-29	42	То же
СГ-71-411	42	» »
С-71-1151	42	» »
С-79-2038	42	» »
70-59	42	» » р. Гусиная
P. gorodkovii var. *roseolum* Petrovsky		
70-88	56	То же
P. hypsipetes Petrovsky		
65-308	28 *	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
СГ-68-102	28	Центр. Чукотка, оз. Эльгыгытгын
СГ-73-19	28	Анюйское нагорье, оз. Илирней
СГ-73-21	28	То же
СГ-80-125	28	» » р. Тытлиутин
СГ-81-02	28	» » р. Илирнейвеем
СГ 82-14	28	» » пик Советской Гвардии
P. lapponicum (Tolm.) Nordh.		
СГ-77-31А	42	» » р. Канеливеем
СГ-80-1008	42	» » оз. Илирней **
СГ-80-1009	42	» » р. Илирнейвеем
СГ-78-003	42	Сев. Якутия, р. Колыма — низовья
СГ-66-26	42	Чукотское нагорье, р. Куэквунь
СГ-68-100	42	То же, г. Певек
СГ-74-95	42	» » р. Кувет
СГ-80-09	42	» » р. Паляваам
СГ-80-501	42	Южн. Чукотка, хр. Пекульней **

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
СГ-81-51	42	То же, р. Танюрер **
65-148	42	О. Врангеля, гора Тундровая
70-113	42	» » р. Неожиданная
70-114	42	То же
70-172	42	» » р. Гусиная
70-234	42	» » р. Мамонтовая
70-237	42	То же
СГ-78-17	56	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
СГ-71-424	56	Вост. Чукотка, пос. Конергино
СГ-83-13	56	Полярный Урал, станция 96-й км
P. macounii Greene		
67-105	28	Вост. Чукотка, р. Эргувеем
67-108	28	То же
69-58K	28	» » пос. Провидения
72-26	28	» » пос. Лаврентия
72-156	28	» » р. Гильмимливеем
67-154K	28	Чукотское нагорье, хр. Искатень
71-37Pl	28	То же
71-114Pl	28	» »
P. microcarpum DC.		
СГ-74-96	14	» » р. Геунто
СГ-69-74	14	Вост. Чукотка, гора Иони
СГ-80-502	14	Южн. Чукотка, хр. Сев. Пекульней
СГ-68-113	14	Анадырское нагорье, р. Комариная **
СГ-72-316	14	» » р. Мечкерева **
СГ-78-501	14	Анюйское нагорье, гора Раздельная
СГ-73-13	14	» » оз. Илирней **
СГ-73-68	14, 28	» » пос. Илирней
P. microcarpum subsp. *czekanowskii* (Tolm.) Tolm.		
СГ-76-02	14	» » пос. Билибино **
P. multiradiatum Petrovsky		
65-147	42 *	О. Врангеля, гора Тундровая
СГ-70-17	42	» » р. Гусиная
70-83	42	То же
70-116	42	» » р. Неожиданная
70-226	42	» » р. Мамонтовая
70-238	42	То же
70-09	42	» » бухта Роджерс
70-38	42	То же
СГ-70-432	42	» »
С-70-978	42	» »
С-70-986	42	» »
СГ-79-10	42	» » бухта Сомнительная
СГ-66-121	42	Чукотское нагорье, пос. Полярный
P. nivale Tolm.		
66-73	28	Анюйское нагорье, пос. Билибино
P. nudicaule L. subsp. *insulare* Petrovsky		
СГ-70-18	42 *	О. Врангеля, р. Гусиная
70-165	42	То же
70-211	42	» » р. Мамонтовая
СГ-71-401	42	» » бухта Сомнительная
СГ-71-403	42	То же
СГ-71-404	42	» »
С-79-2040	42	» »
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky		
70—69	56	» » р. Гусиная
68-40K	>60	Центр. Чукотка, оз. Эльгыгытгын
67-160K	>60	Чукотское нагорье, хр. Искатень
66-105	70	» » р. Куэквунь
66-159	70	То же
С-66-116	70	» »
СГ-66-117	70	» »
66-183	70	» » пос. Полярный
СГ-80-113	70	» » р. Паляваам
70-233	70	О. Врангеля, бухта Роджерс
71-358	70	» » бухта Сомнительная
СГ-79-21	70	То же

Продолжение

Вид, номер образца	2n	Место сбора образца
СГ-79-23	70	О. Врангеля, бухта Сомнительная
СГ-71-434	70	» » р. Неизвестная
СГ-76-03	70	Анюйское нагорье, р. Тополевка-1
СГ-77-207	70	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
СГ-80-401	70	То же
P. polare (Tolm.) Perf.		
65-288	42	Чукотское нагорье, мыс Шмидта
71-366	42	О. Врангеля, бухта Сомнительная
70-11	42	» » бухта Роджерса
70-12	42	То же
С-70-985	42	» » бухта Драги
С-70-987	42	То же
СГ-70-24	56	» »
65-197	56	» » бухта Сомнительная
P. pulvinatum Tolm.		
70-200	28	» » бухта Сомнительная **
70-246	28	» » бухта Роджерс **
СГ-68-110	28	Зап. Чукотка, о. Айон
СГ-68-31	28	» » г. Певек
СГ-68-80	28+В	То же
СГ-65-411	28+В	» » о. Большой Раутан
С-64-320	28	Таймыр, р. Тарея
С-ХХ-00	28, 28+В, 34+2В	То же
70-42	35	О. Врангеля, бухта Роджерс
70-47	35	» » р. Гусиная
P. pulvinatum subsp. *interius* Petrovsky		
СГ-69-58	28	» » » » **
СГ-77-888	28	Анюйское нагорье, р. Канеливеем **
P. radicatum Rottb.		
66-174	42	Чукотское нагорье, пос. Полярный
71-34	42	О. Врангеля, бухта Сомнительная
P. schamurinii Petrovsky		
71-200	42 *	То же
71-201	42	» »
71-204	42	» »
СГ-71-418	42	» »
СГ-79-02	42	» »
P. stubendorfii Tolm.		
75-55	42 *	Вост. Якутия, хр. Улахан-Чистай
P. uschakovii Tolm. et Petrovsky		
СГ-70-20	42	О. Врангеля, бухта Роджерс
70-43	42	То же
70-154	42	» » р. Неожиданная
70-39	56	» » бухта Роджерс
71-31	56	» » бухта Сомнительная
P. walpolei A. Pors.		
72-08	14	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
С-74-1417	14	» » мыс Краузе

Примечание. Одна звездочка означает, что документированные данные о числе хромосом у данного вида приведены впервые, две — что, кроме указанного образца, в данном пункте такое же число хромосом определено у других растений этого же вида.

P. lapponicum. Этот таксон представлен на северо-востоке Азии чрезвычайно полиморфными популяциями, бо́льшая часть которых без особых колебаний может быть отнесена к расе, именуемой *P. lapponicum* subsp. *orientale* Tolm. Однако и формы с признаками, присущими другим подвидам *P. lapponicum*, не представляют редкости. В частности, в горных районах довольно обычны растения с интенсивным опушением, характерным для subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm. Нередко отмечаются экземпляры с рассеченными дольками листьев и короткими бочонковидными коробочками, как у subsp. *dasycarpum* Tolm. Несмотря на широкое варьирование макроморфологических признаков, абсолютное большинство исследованных нами растений *P. lapponicum* имеет 2n=42. Лишь в трех случаях были отмечены иные числа. 2n=56 обнаружено у растений, собранных в южной части Чукотского нагорья, в районе среднего течения р. Канчалан и в окрестностях пос. Конергино. Еще один образец с 2n=56 выявлен на Полярном Урале. Никаких существенных отличий от гексаплоидных растений у перечисленных образцов не обнаружено. Примечательно, что во всех трех случаях растения собраны на карнизах скал, т. е. в местах, где чаще обычного сохраняются реликтовые формы. Таким образом, октоплоидная раса *P. lapponicum* отмечается на северо-востоке Азии крайне редко, хотя, возможно, на севере Европы она преобладает (Knaben, 1959a; Löve A., Löve D., 1975). В связи со ссылкой на работу A. Löve и D. Löve, считаем необходимым указать на необоснованную цитацию в ней наших данных применительно к *P. lapponicum* (Жукова, 1968; Жукова, Петровский, 1972), в действительности относящихся к *P. radicatum* Rottb. Поскольку зарубежные исследователи у скандинавских и восточно-американских рас *P. lapponicum* выявили только 2n=56 (Knaben, 1959a), представляется интересным установить границы распространения октоплоидных и гексаплоидных форм *P. lapponicum*. Если судить по лаконичному диагнозу и изображению *P. hultenii* Knaben, описанному с Аляски и имеющему 2n=42 (Knaben, 1959b), то этот вид практически неотличим от многих североазиатских растений, относимых к *P. lapponicum* А. И. Толмачевым (1932, 1975). Примечательно, что сама Knaben (1959a) приводит два примера, когда у растений рода *Papaver* с Аляски было определено 2n=42 и 2n=56. В одном случае G. Knaben отнесла гексаплоидный образец к *P. hultenii*, а октоплоидный — к *P. lapponicum*, во втором — растения остались неидентифицированными. Это дает основание предполагать, что аляскинские популяции *P. lapponicum* во многих отношениях ближе к восточно-сибирской, нежели к восточно-американской расе вида.

P. macounii. Как известно, все чукотские растения *P. macounii* относятся к расе, именуемой *P. macounii* subsp. *discolor* (Hult.) Rändel (Rändel, 1974, 1977). Толмачев еще раньше отождествил эту расу с американским арктическим видом *P. keelei* A. Pors. (Толмачев, 1975). Мы в свое время включали в состав *P. keelei* форму, описанную позднее под названием *P. paucistaminum* Tolm. et Petrovsky (Толмачев, Петровский, 1973), поэтому первоначально опубликованные одним из авторов данные о числе хромосом у *P. keelei* (Жукова, 1968) в действительности относятся к *P. paucistaminum*, а не к *P. macounii* subsp. *discolor*, как это интерпретировала U. Rändel (1974, 1977), опираясь на цитированную выше работу П. Г. Жуковой. Следовательно, число 2n=70 Rändel указывает для *P. macounii* лишь по недоразумению. Заслуживают критического рассмотрения данные о существовании гексаплоидных растений *P. macounii* (Horn, 1938). Возможно, что они относятся к форме мака, описанной как *P. hultenii*. Knaben (1959b) уже указывала на случай отождествления этой формы с *P. hultenii*.

P. nudicaule subsp. *insulare*. На о. Врангеля эта раса часто с трудом отличима от островной популяции *P. lapponicum* subsp. *porsildii* Knaben.В среднем растения *P. nudicaule* значительно крупнее, имеют более крупные цветки и более широкую, но относительно более короткую коробочку. Однако при идентификации мелких экземпляров *P. nudicaule* с небольшими цветками обычно возникают затруднения. Возможно, изучение морфологии хромосом у этих двух таксонов выявит устойчивые различия.

P. paucistaminum. Абсолютное большинство исследованных растений из разных частей ареала являются декаплоидными. Заслуживает внимания тот факт, что у близкого американского вида *P. keelei* также определено 2n=70 (Porsild, 1975). Представляется интересным сравнить морфологию хромосом обоих видов.

P. polare. Многообразие форм, объединяемых под названием *P. polare*, может a priori объяснить наличие по крайней мере двух хромосомных рас — гексаплоидной и октоплоидной — в составе этого вида. Потребуется длительное и всестороннее кариосистематическое исследование всего комплекса *P. radicatum* s. l., прежде чем будут определены таксономические границы составляющих его видов — в том числе и *P. polare*.

P. pulvinatum. 35-хромосомные растения этого вида не отличаются от нормальных тетраплоидных образцов, и вряд ли эти аномалии в числе хромосом связаны с гибридизацией. Более резонно в подобных случаях предположить апогамную репродукцию.

P. radicatum s. str. Были исследованы популяции этого вида с о. Врангеля и противолежащего ему побережья Чукотки. Все изученные растения оказались гексаплоидными. Следует подчеркнуть, что все исследованные образцы относятся к расе, именуемой *P. radicatum* subsp. *occidentale* Lundstr., которая, по мнению Толмачева (1975), наиболее отвечает представлению о *P. radicatum* Rottb. s. str. (см. также: Löve A., 1962). Как установлено, Rottböll материалом для описания *P. radicatum* послужили растения с западной Гренландии (Löve A., 1962). Во многих районах Гренландии у *P. radicatum* отмечено 2n=56, а на Земле Пири — также 2n=70 и 2n=84 (Jörgensen e. a., 1958). Все это отнюдь не исключает возможности того, что в азиатской части ареала одна из рас *P. radicatum* оказалась гексаплоидной.

P. uschakovii. Вид, несомненно близкий к *P. radicatum*, особенно к высокоарктическим расам последнего. Пока не удается обнаружить макроморфологических признаков, которые отличали бы гексаплоидную расу *P. uschakovii* от октоплоидной.

Представленные данные свидетельствуют о том, что число хромосом у многих видов рода *Papaver* является вполне стабильным признаком, который в комплексе с другими морфологическими признаками может использоваться при идентификации образцов. Случаи, когда в пределах одного вида отмечены две или три хромосомные расы, могут иметь два объяснения. Хромосомная дифференциация, являющаяся реальным фактом и неоднократно отмечающаяся у арктических видов во многих районах, — одна из наиболее вероятных причин обсуждаемого нами явления. Когда хромосомная дифференциация связана с появлением новых (хотя бы и незначительных) макроморфологических признаков, как это имеет место у *P. gorodkovii*, сам факт существования таких близких, но по числу хромосом неоднородных форм воспринимается как норма. Гораздо сложнее объяснить наличие разных чисел хромосом у растений, не имеющих заметных макроморфологических различий. Не исключена возможность того, что в группу растений, относящихся к *P. calcareum*, объединены формы, не связанные близким родством, но морфологически весьма сходные вследствие того, что все они сформировались в специфических условиях — на обнажениях известняков и выходах карбонатных пород. В то же время параллельное, а нередко и совместное существование гексаплоидных и октоплоидных растений *P. polare*, *P. uschakovii* и *P. radicatum* s. l., т. е. форм, несомненно близкородственных, пока не имеет однозначного объяснения. Выяснению подобных вопросов может способствовать более тщательное изучение генотипической структуры этих и родственных им видов *Papaver*.

ЛИТЕРАТУРА

Жукова П. Г. Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, III. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 3, с. 365—368. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 2, с. 294—305. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, II. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 554—563. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 651—659. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 380—387. — *Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1331—1342. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, I. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 6, с. 868—875. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, II. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 395—402. — *Толмачев А. И.* Флора центральной части Восточного Таймыра, ч. II. — Тр. Полярн. комис., вып. 13. Л.: Изд-во АН СССР, 1932, с. 1—75. — *Толмачев А. И.* Род *Papaver* L. — В кн.: Арктическая флора СССР, вып. 7. Л.: Наука, 1975, с. 7—32. — *Толмачев А. И., Петровский В. В.* Новые виды *Papaver* с крайнего северо-востока Азии. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 8, с. 1127—1130. — *Gjaerevoll O.* Botanical investigation in Central Alaska, especially in White Mts, part II. Trondheim, 1963. 115 p. — *Horn K.* Chromosome numbers in Scandinavian *Papaver* species. — Avhandl. Norske Vidensk. Akad. Oslo, 1938, Bd 1, Mat.-Nat. Kl., N 5, p. 1—13. — *Jörgensen C. A., Sörensen Th., Westergaard M.* The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. — Biol. Skr. Kongel. Dansk. Vid.-Selsk., 1958, Bd 9, N 4. 172 p. — *Knaben G.* On the evolution of the radicatum-group of the *Scapiflora* papavers as studied in 70- and 56-chromosome species. Part A. Cytotaxonomical aspects. — Opera Botanica, 1959a, vol. 2, N 3, p. 1—75. — *Knaben G.*

On the evolution of the radicatum-group of the *Scapiflora* papavers as studied in 70- and 56-chromosome species. Part B. Experimental studies. — Opera Botanica, 1959b, vol. 3, N 3, p. 1—96. — *Löve A*. Typification of *Papaver radicatum* — a nomenclatur detective story. — Bot. Not., 1962, vol. 115, fasc. 2, p. 113—136. — *Löve A*., *Löve D*. Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. Cramer: Vaduz, 1975. 598 p. — *Porsild A. E.* Materials for a flora of Central Yukon territory. — Nat. Mus. Canada Publ. in Bot., 1975, vol. 4, p. 1—77. — *Rändel U*. Beiträge zur Kenntnis der Sippenstruktur der Gattung *Papaver* L. sectio *Scapiflora* Reichenb. (*Papaveraceae*). Fed. Repert., 1974, Bd 84, Hf 9—10, S. 655—732. — *Rändel U*. Über Sippen des subarktisch-arktischen Nordamerikas, des Beringia-Gebietes und Nordost-Asiens der Sektion Lasiotrachyphylla Bernh. (*Papaveraceae*) und deren Beziehungen zueinander und zu Sippen anderer Arealteile der Sektion. Fed. Repert., 1977, Bd 88, Hf 7—8, S. 421—450.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 III 1984.

УДК 581.3 : 582.671.16 : 582.671.12 Бот. журн., т. 70, № 3

Т. Б. Батыгина, И. И. Шамров

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭМБРИОЛОГИЯ ПОРЯДКОВ *NYMPHAEALES* И *NELUMBONALES* И ВОПРОСЫ ИХ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

T. B. BATYGINA, I. I. SHAMROV. COMPARATIVE EMBRYOLOGY OF *NYMPHAEALES* AND *NELUMBONALES* ORDERS AND THE PROBLEMS IN THEIR SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

На основании результатов предыдущих исследований и данных литературы подтверждается точка зрения о включении рода *Ceratophyllum* в ранге семейства в порядок *Nymphaeales* вместе с семействами *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae*. Сем. *Ceratophyllaceae* является наиболее продвинутым в порядке и стоит ближе к сем. *Cabombaceae*. Представители рода *Nelumbo* имеют много общих черт, с одной стороны, с представителями сем. *Nymphaeaceae*, с другой — с видами сем. *Ceratophyllaceae*. Особенности организации ряда эмбриологических и морфологических структур позволяют согласиться с выделением рода *Nelumbo* в самостоятельный порядок *Nelumbonales*.

Эмбриологическому исследованию представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* было посвящено большое число наших работ (Батыгина и др., 1980, 1982, 1983; Батыгина, 1981а—в, 1982; Батыгина, Шамров, 1981а, б, 1983; Васильева, Батыгина, 1981; Шамров, 1980, 1981, 1982; 1983а—г). Детальное исследование мужских и женских генеративных структур, оплодотворения, эмбрио- и эндоспермогенеза выявило сходство и различие разных видов. Результаты сравнительно-эмбриологического изучения позволили более определенно высказать точку зрения о положении сем. *Ceratophyllaceae*, а также порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* в филогенетической системе цветковых растений.

Нимфейные и лотосовые, находящиеся в основании филогенетической системы, сочетают в своем строении признаки двудольных и однодольных. Существование различных точек зрения относительно систематического положения и взаимосвязей этих групп растений обусловлено, вероятно, привлечением ограниченного числа признаков, большей частью сугубо морфологических, для решения вопросов их систематики и филогении. Это особенно проявилось в ранних классификациях. Так, R. Caspary (1891), рассматривая все нимфейные в объеме одного сем. *Nymphaeaceae*, разделил его на 3 подсемейства: *Cabomboideae*, *Nelumbonoideae*, *Nymphaeaoideae*. Придерживаясь этой точки зрения, И. С. Виноградов (1967) на основании сравнительно-морфологического анализа показал, что роды нимфейных морфологически тесно связаны и раздробление семейства нецелесообразно. Несколько изолированное положение родов *Barclaya* и *Nelumbo* в сем. *Nymphaeaceae* нашло отражение в его системе: были выделены самостоятельные трибы *Barclayeae* и *Nelumboneae*.

Другие авторы, используя не только традиционно морфологические, но и анатомические, палинологические, палеоботанические и другие признаки, выделяют каждое подсемейство в отдельное семейство (Gundersen, 1950; Soó, 1967; Cronquist, 1968, и др.). Некоторые исследователи (Li, 1955; Тахтаджян, 1966, 1970, 1980) считают возможным выделить род *Nelumbo* в самостоятельный порядок *Nelumbonales*. J. Simon (1970, 1971) на основании серологических данных подтвердил изолированное положение рода *Nelumbo* в порядке *Nymphaeales*, однако он решил оставить его на уровне семейства в этом порядке. Интересное мнение о систематике нимфейных высказал H. Li (1955). Он помещает семейства *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae* (роды *Castalia*, *Nuphar*, *Nymphaea*) в порядок *Ranales*. Он впервые выделил сем. *Euryalaceae* (роды *Euryale*, *Victoria*) и порядок *Euryalales*.

А. Л. Тахтаджян (1966, 1970, 1980) делит группу нимфейных растений на 2 порядка: *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. В порядок *Nymphaeales* выделяются 3 семейства: *Cabombaceae*, *Ceratophyllaceae*, *Nymphaeaceae*. R. Soó (1967) рассматривает нимфейные в объеме одного порядка *Nymphaeales*, включая сюда и сем. *Nelumbonaceae*.

Ряд авторов предлагают выделить роголистник в самостоятельный порядок *Ceratophyllales* (Nakai, 1952; Němejc, 1956; Меликян, 1964, 1970). А. П. Меликян (1964, 1970), а еще ранее E. Strasburger (1902) установили некоторое сходство в морфологии плода, строении зародыша и семенной кожуры у представителей родов *Ceratophyllum* и *Nelumbo*. По мнению Меликяна, порядок *Ceratophyllales* ближе стоит к порядку *Nelumbonales*, в то время как F. Němejc (1956) считает, что он должен располагаться рядом с порядком *Nymphaeales*.

На основании анализа собственных и литературных данных (Lyon, 1901; Strasburger, 1902; Seaton, 1908; Cook, 1909; Jedrychowska, Sroczynska, 1934; Guttenberg, Müller-Schroeder, 1958; Khanna, 1964, 1965, 1967; Кудряшов, 1964; Padmanabhan, 1970; Gupta, Ahluwalia, 1979, и др.) можно дать следующую, более подробную по сравнению с ранее опубликованной (Батыгина, 1981а—в; Батыгина, Шамров, 1981а), эмбриологическую характеристику нимфейных и лотосовых.

Сем. *Cabombaceae*. Пыльники 4-гнездные, вскрываются продольными щелями лартрорзно (*Brasenia*) или экстрорзно-лартрорзно (*Cabomba*). Стенка пыльника формируется по типу Umbelliferae (типу однодольных). Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, в котором развиваются фиброзные утолщения, 1—2 средних слоев и секреторного многоядерного тапетума. Микроспорогенез симультанного (*Brasenia*) или сукцессивного (*Cabomba*) типа. Зрелая пыльца 1-бороздная, 2-клеточная (*Cabomba*) и 3-клеточная (*Brasenia*). Завязь с 2—3 (*Cabomba*) и 6—19 (*Brasenia*) плодолистиками, в каждом из которых обычно развиваются 2—3 анатропные, крассинуцеллятные семяпочки с 2 интегументами и гипостазой. Археспорий 1-клеточный, редко 2—3-клеточный (*Cabomba*). Кроющие клетки в числе 1—2. В результате мейоза возникает линейная, реже Т-образная тетрада (*Brasenia*) или триада (*Cabomba*) мегаспор. Зародышевый мешок Polygonum-типа. Антиподы у *Brasenia* эфемерные, у *Cabomba* отсутствуют. Эндосперм гелобиальный, с гаусторией, возникшей из халазальной клетки 2-клеточного эндосперма. Эмбриогенез соответствует Asterad-типу Penaea-вариации. Проэмбрио с подвеском. В зрелом семени имеются дифференцированный зародыш с 2 небольшими семядолями, обильный перисперм и остаточный эндосперм.

Сем. *Ceratophyllaceae*. Пыльники 4-гнездные, вскрываются экстрорзно-лартрорзно продольными щелями. Стенка пыльника формируется по типу Umbelliferae. Сформированная стенка состоит из эпидермы, эндотеция, в котором к моменту вскрывания утолщаются оболочки некоторых клеток, среднего слоя и нерегулярно 2-слойного одноядерного секреторного тапетума. Микроспорогенез у *Ceratophyllum pentacanthum* симультанного, а у *C. demersum* и *C. submersum* — сукцессивного типа. Зрелая пыльца 2-клеточная, 1-бороздная. Завязь образована 1 плодолистиком, в котором развивается 1 ортотропная, крассинуцеллятная семяпочка с 1 интегументом и гипостазой. Археспорий 1-клеточный, реже — многоклеточный. Париетальная ткань 10—12-слойная. Мейоз сопровождается образованием линейной тетрады, реже — триады мегаспор. Зародышевый мешок Polygonum-типа. Антиподы дегенерируют к наступлению шаровидной стадии зародыша. Эндосперм целлюлярный, 4 крупные нижние клетки которого выполняют гаусториальную функцию. Эмбриогенез соответствует Asterad-типу Polygonum-вариации. Проэмбрио без подвеска. Зародыш в зрелом семени прямой, с сильно дифференцированным эпикотилем, 2 массивными семядолями, в которых накапливаются запасные питательные вещества в виде крахмала, жира и рафинозы, гипокотилем и корешком. Эндосперм сохраняется в виде пленки в халазальной части семени. Хлороэмбриофит.

Сем. *Nymphaeaceae.* Пыльники 4-гнездные, вскрываются продольными щелями экстрорзно-лартрорзно у *Barclaya*, интрорзно у представителей других родов. Стенка пыльника формируется по типу Umbelliferae. Сформированная стенка состоит из эпидермы, эндотеция, в котором развиваются фиброзные утолщения, 2—5 средних слоев и секреторного одноядерного (*Nymphaea*, кроме *N. stellata*), чаще многоядерного тапетума. Микроспорогенез симультанного типа. Зрелая пыльца 1-бороздная, 3-клеточная, кроме *Barclaya.* Завязь образована 5—35 плодолистиками у *Nuphar*, *Nymphaea*, *Victoria*, 8 — у *Euryale*, 10—12 — у *Barclaya*, в каждом из которых развивается большое число анатропных (у *Barclaya* ортотропных) крассинуцеллятных семяпочек с 2 интегументами и гипостазой. Археспорий 1-клеточный. Кроющие клетки в числе 1—6. Обычно образуется линейная, реже Т-образная тетрада или триада мегаспор. Зародышевый мешок Polygonum-типа. Антиподы эфемерные у *Barclaya*, *Nymphaea*, *Victoria*, у *Nuphar* они дегенерируют на 8-ядерной стадии зародышевого мешка, у *Euryale* — ко времени первого деления зиготы. Эндосперм нуклеарный у *Euryale*, гелобиальный — у *Nymphaea stellata*, целлюлярный — у представителей других родов. Имеется 1-клеточная халазальная гаустория, возникшая из нижней клетки 2-клеточного эндосперма. Эмбриогенез соответствует Asterad-типу Penaea-вариации. Проэмбрио у одних видов с подвеском, у других последний отсутствует. Зародыш имеет хорошо развитую почечку и 2 семядоли. Хлороэмбриофит. В зрелом семени много перисперма и мало эндосперма.

Сем. *Nelumbonaceae.* Пыльники 4-гнездные, вскрываются лартрорзно продольными щелями. Стенка пыльника формируется по типу Umbelliferae. Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, в котором развиваются слабо выраженные фиброзные утолщения, 3—5 средних слоев и секреторного многоядерного тапетума. Микроспорогенез симультанного типа. Зрелая пыльца 3-бороздная, 3-клеточная. Гинецей представлен 8 и более плодолистиками, в каждом из которых развивается 1 анатропная крассинуцеллятная семяпочка с 2 интегументами и гипостазой. Археспорий 1-, реже — 2—3-клеточный. Кроющие клетки в числе 4—5. Тетрада мегаспор линейная. Зародышевый мешок Polygonum-типа. 2-ядерные антиподы в ходе оплодотворения увеличиваются от 3—5 до 10 и становятся многоядерными (2—5 ядер). Они дегенерируют к концу проэмбриональной фазы эмбриогенеза. Эндосперм целлюлярный, с многоядерными клетками в халазальной части, выполняющими, вероятно, гаусториальную функцию. Эмбриогенез соответствует Asterad-типу Penaea-вариации. Проэмбрио со слабо выраженным подвеском из 2-ядерных клеток. Зрелый зародыш крупный, с 2 массивными семядолями и сильно дифференцированной почечкой. Хлороэмбриофит. Запасные питательные вещества в виде крахмала, сахарозы и рафинозы накапливаются в семядолях. Перисперм отсутствует, эндосперм в виде пленки между семядолями и листьями почечки.

На основании совокупности эмбриологических и других признаков мы подтверждаем точку зрения А. Л. Тахтаджяна (1980) о включении рода *Ceratophyllum* в ранге семейства в порядок *Nymphaeales* вместе с семействами *Cabombaceae* и *Nymphaeaceae.* Обнаруженное большое число общих черт между *Barclaja* и *Euryale*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Victoria* позволяют присоединиться к взглядам тех исследователей, которые помещают *Barclaya* на уровне рода в сем. *Nymphaeaceae* (Виноградов, 1967; Hu, 1968; Schneider, 1978; Тахтаджян, 1980).

Все семейства порядка *Nymphaeales* характеризуются гетеробатмией признаков, в том числе и эмбриологических. Представителям кувшинковых и кабомбовых присущи примитивные черты: семяпочки крассинуцеллятные с нуцеллярным колпачком и кроющими клетками, зародыш небольших размеров, в зрелом семени присутствует перисперм. Видам рода *Cabomba*, кроме того, присущи 2-клеточная пыльца и наличие многоклеточного археспория. В сем. *Nymphaeaceae* отмечается такой продвинутый признак, как 3-клеточная пыльца.

В пользу гетеробатмичности этих семейств говорят и некоторые морфологические признаки: примитивные — апокарпный гинецей (*Cabombaceae*), лентовидные тычинки без ясной специализации на пыльник и тычиночную нить, многочленные цветки, внутри которых наблюдаются переходы от лепестков к тычинкам (*Nymphaeaceae*); продвинутые — синкарпный гинецей (*Nymphaeaceae*), тычинки специализированного типа и трехчленные цветки (*Cabombaceae*).

Роголистниковые отличаются от кабомбовых и кувшинковых рядом специфических черт, одна из них (отсутствие фиброзных утолщений в эндотеции, иной тип и механизм вскрывания пыльников) обусловлена, вероятно, подводным образом жизни и гидрофилией, другая (семяпочка без фуникулуса, с одним интегументом, семена с крупным хорошо дифференцированным зародышем, запасные питательные вещества накапливаются в основном в семядолях, раздельнополые цветки, гинецей мономерно-апокарпный, тычинки не дифференцированы на пыльники и тычиночные нити) говорит о продвинутости семейства в порядке нимфейных. Однако сем. *Ceratophyllaceae* присущи некоторые примитивные черты: крассинуцеллятная семяпочка с образованием мощной париетальной ткани, наличие многоклеточного археспория, 2-клеточная пыльца.

Сем. *Cabombaceae*, очевидно, связано с сем. *Ceratophyllaceae* (Тахтаджян, 1980). Как показал анализ литературных и собственных данных, роголистниковые обнаруживают много общего с кабомбовыми, особенно с родом *Cabomba*. Им присущи однотипное развитие стенки пыльника, секреторный тапетум, преимущественно симультанный тип микроспорогенеза, 1-бороздная 2-клеточная пыльца, крассинуцеллятная семяпочка с гипостазой и нуцеллярным колпачком, способность к развитию сразу нескольких археспориальных клеток в нуцеллусе семяпочки, зародышевый мешок Polygonum-типа, эмбриогенез Asterad-типа. Сходство проявляется еще и в ряде морфологических признаков — дорсальная плацентация семяпочек, абаксиальное расположение гнезд пыльников, наличие рассеченных листьев. Представители сем. *Cabombaceae* явились, вероятно, той исходной группой растений, от которых произошли современные виды сем. *Ceratophyllaceae*. Дальнейшее развитие в этом направлении привело к еще большей специализации (раздельнополые цветки, редукция числа плодолистиков до одного с единственной семяпочкой, тычинки без тычиночных нитей и т. д.). В этом отношении мы склонны поддержать точку зрения А. Д. Имса (1964) о том, что упрощенная форма тычинки *Ceratophyllum* может представлять собой модификацию, возникшую в связи с гидрофилией. Большое сходство обнаруживается между родом *Nelumbo* и представителями порядка *Nymphaeales* — однотипное развитие и строение стенки пыльника, семяпочки, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма. При этом по одним признакам (секреторный многоядерный тапетум, симультанный тип микроспорогенеза, 3-клеточная пыльца, анатропная крассинуцеллятная семяпочка, Polygonum-тип зародышевого мешка, Asterad-тип Penaea-вариация эмбриогенеза) *Nelumbo* стоит ближе к сем. *Nymphaeaceae*, по другим (наличие многоклеточного археспория, большое число кроющих клеток, семена без перисперма с остатками эндосперма и крупным, хорошо дифференцированным зародышем, в котором накапливаются крахмал и рафиноза, сходное строение плода) — к сем. *Ceratophyllaceae*. Однако род *Nelumbo* характеризуется рядом специфических черт (особое строение гинецея, погруженного в разросшееся цветоложе, наличие сосудов и специального дыхательного отверстия в околоплоднике и семенной кожуре, 3-бороздная пыльца, вторичное размножение антипод, их многоядерность, 2-ядерные клетки подвеска зародыша), что позволяет согласиться с точкой зрения Тахтаджяна (1966) о выделении его в ранг самостоятельного порядка *Nelumbonales*.

Нимфейные и лотосовые имеют определенное сходство в строении эмбриональных структур с представителями двудольных (*Magnoliales*, *Illiciales*, *Ranunculales*) и однодольных (*Alismales*, *Najadales*), находящимися в основании филогенетической системы покрытосеменных растений. По ряду признаков они занимают промежуточное положение между двудольными и однодольными. По мнению Тахтаджяна (1980), эволюция однодольных из двудольных шла через группу примитивных наземных травянистых двудольных растений, явившихся предками современных однодольных и нимфейных. Один из авторов статьи (Т. Б. Батыгина, 1982) высказала предположение, что двудольные, однодольные и нимфейные, имея общее происхождение, развивались в дальнейшем как самостоятельные эволюционные линии. У нимфейных в ходе приспособительной эволюции специализация зашла так далеко, что они к настоящему времени являются тупиковой ветвью эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. Семейство *Cabombaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 1. Л.: Наука, 1981а, с. 101—105. — *Батыгина Т. Б.* Семейство *Nelumbonaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 1. Л.: Наука, 1981б, с. 116—120. — *Батыгина Т. Б.* Семейство *Nymphaeaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 1. Л.: Наука, 1981в, с. 105—110. — *Батыгина Т. Б.* О положении порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* в системе покрытосеменных растений (по данным эмбриологии). — Тез. VI Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1982, с. 18—21. — *Батыгина Т. Б., Колесова Г. Е., Васильева В. Е.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. III. Эмбриогенез *Nelumbo nucifera*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 311—325. — *Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И.* Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 1071—1087. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Семейство *Ceratophyllaceae*. — В кн.: Сравнительная эмбриология цветковых растений. Т. 1. Л.: Наука, 1981а, с. 110—115. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. I. Развитие пыльника. — Бот. журн., 1981б, т. 66, № 12, с. 1696—1709. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. Строение пыльцевого зерна. Некоторые особенности сопряженного развития пыльцевого зерна и стенки пыльника. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 9, с. 1177—1183. — *Батыгина Т. Б., Шамров И. И., Колесова Г. Е.* Эмбриология нимфейных и лотосовых. II. Развитие женских эмбриональных структур. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1179—1195. — *Васильева В. Е., Батыгина Т. Б.* Культивирование in vitro зародышей и семяпочек лотоса, изолированных на разных стадиях развития. — Физиол. раст., 1981, т. 28, № 2, с. 319—327. — *Виноградов И. С.* Система семейства *Nymphaeaceae* на основе анализа морфологического строя. — Зап. Центр.-Кавк. отд. ВБО, 1967, № 2, с. 5—11. — *Имс А. Д.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с. — *Кудряшов Л. В.* Происхождение односемядольности однодольных на примере *Helobiae*. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 4, с. 473—486. — *Меликян А. П.* Сравнительная анатомия спермодермы представителей порядка *Nymphaeales*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., БИН, 1964. 17 с. — *Меликян А. П.* Место в системе и филогенетические связи семейства *Ceratophyllaceae*. — Сб. научн. тр. Арм. отд. ВБО, 1970, вып. 5, с. 8—15. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1970. 146 с. — *Тахтаджян А. Л.* Классификация и филогения цветковых растений. — В кн.: Жизнь растений. Т. 5, ч. 1. М.: Просвещение, 1980, с. 107—112. — *Шамров И. И.* Некоторые данные по антэкологии *Ceratophyllum*. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 703—706. — *Шамров И. И.* Особенности строения пыльника у *Ceratophyllum demersum* и *C. pentacanthum* (*Ceratophyllaceae*). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1464—1473. — *Шамров И. И.* О положении роголистника в системе покрытосеменных растений (по данным эмбриологии). — Тез. VI Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1982, с. 155—157. — *Шамров И. И.* Антэкологическое исследование трех видов *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*). — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 10, с. 1357—1366. — *Шамров И. И.* Строение пыльника и некоторые особенности микроспорогенеза и развития пыльцевого зерна у представителей рода *Ceratophyllum* (*Ceratophyllaceae*). — Бот. журн., 1983б, т. 68, № 12, с. 1662—1667. — *Шамров И. И.* Процессы опыления и оплодотворения у *Ceratophyllum demersum* L. — Матер. VIII Всес. совещ. по эмбриол. раст., Ташкент: Фан, 1983в, с. 149—150. — *Шамров И. И.* Развитие пыльцевого зерна и гаметогенез у роголистниковых (*Ceratophyllaceae*). — Материалы Всес. симп. «Развитие мужской генеративной сферы растений». Симферополь, 1983г, с. 93—94. — *Caspary R.* *Nymphaeaceae*. — In: *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891, t. 3, Abt. 2, S. 1—10. — *Cook M. T.* Notes on the embryology of the *Nymphaeaceae*. — Bot. Gaz., 1909, vol. 48, p. 56—60. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. Boston, 1968. 396 p. — *Gundersen A.* Families of dicotyledons. Waltham, 1950. 237 p. — *Gupta S. C.*, *Ahluwalia B.* The anther and ovule of *Nelumbo nucifera*. A reinvestigation. — J. Ind. Bot. Soc., 1979, vol. 58, N 2, p. 177—182. — *Guttenberg K.*, *Müller-Schroeder R.* Untersuchungen über die Entwicklung des Embryos und Keimpflanze von *Nuphar luteum*. — Planta, 1958, vol. 51, N 4, p. 481—510. — *Hu S. Y.* The genus *Barclaya* (*Nymphaeaceae*). — Dansk Bot. Arkiv, 1968, vol. 23, N 4, p. 533—540. — *Jedrychowska A.*, *Sroczynska A.* On the cytology and embryology of *Ceratophyllum submersum*. — Acta Bot. Soc. Polon., 1934, vol. 11, N 4, p. 423—441. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. I. *Euryale ferox* Salisb. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1964, vol. 59, N 4, p. 237—247. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. II. *Brasenia schreberi* Gmel. and *Nelumbo nucifera* Gardn. — Austral. J. Bot., 1965, vol. 13, N 3, p. 379—387. — *Khanna P.* Morphological and embryological studies in *Nymphaeaceae*. III. *Victoria cruciana* D'Orb. and *Nymphaea stellata* Willd. — Bot. Mag. Tokyo, 1967, vol. 80, N 950, p. 305—312. — *Li H. L.* Classification and phylogeny of *Nymphaeaceae* and allied families. — Amer. Midl. Nat., 1955, vol. 54, N 1, p. 33—41. — *Lyon H. L.* Observations on the embryology of *Nelumbo*. — Min. Bot. Stud., 1901, vol. 2, N 5, p. 643—655. — *Nakai T.* A synoptical scetch of Korean flora, or the vascular plants indigenous to Korea arranged in a new natural order. — Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1952, vol. 31. 152 p. — *Němejc F.* On the problem of the origin and phylogenetic development of the Angiosperms. — Acta Mus. Nat. Pragae, 1956, N 12, p. 59—143. — *Padmanabhan D. Nymphaeaceae.* — Bul. Ind. Nat. Sci. Acad., 1970, N 41, p. 59—62. — *Schneider E.* Morphological studies of the *Nymphaeaceae.* IX. The seed of *Barclaya longifolia* Wall. — Bot. Gaz., 1978, vol. 139, N 2, p. 223—230. — *Seaton S.* The development of the embryo sac of *Nymphaea advena.* — Bul. Tor. Bot. Club, 1908, vol. 35, p. 283—290. — *Simon J. P.* Comparative serology of the order *Nymphaeales.* I. Preliminary survey on the relationships of *Nelumbo.* — Aliso, 1970, vol. 7, N 2, p. 243—262. — *Simon J. P.* Comparative serology of the order *Nymphaeales.* II. Relationships of the *Nymphaeaceae* and *Nelumbonaceae.* — Aliso, 1971, vol. 7, N 3, p. 325—350. — *Soó R.* Die modernen Systeme der Angiospermen. — Acta Bot. Acad. Sci. Hungar., 1967, vol. 13, N 1—2, p. 211—233. — *Strasburger E.* Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* und phylogenetische Erörterungen. — Jahrb. Wis. Bot., 1902, Bd 37, Hf 3, S. 477—526.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 XI 1983.

УДК 581.3 : 582.572.232

Бот. журн., т. 70, № 3

Т. Н. Сатарова

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ И ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *STREPTOPUS AMPLEXIFOLIUS* (*ASPARAGACEAE*)

T. N. SATAROVA. OVULE AND EMBRYO SAC DEVELOPMENT IN *STREPTOPUS AMPLEXIFOLIUS* (*ASPARAGACEAE*)

Семяпочка *Streptopus amplexifolius* анатропная, имеет два интегумента, гипостазу, фуникулярный обтуратор. Париетальная ткань отсутствует, формируется 3—5-слойный нуцеллярный колпачок. Базальная часть нуцеллуса хорошо развита. Зародышевый мешок Polygonum-типа, развивается из халазальной мегаспоры тетрады.

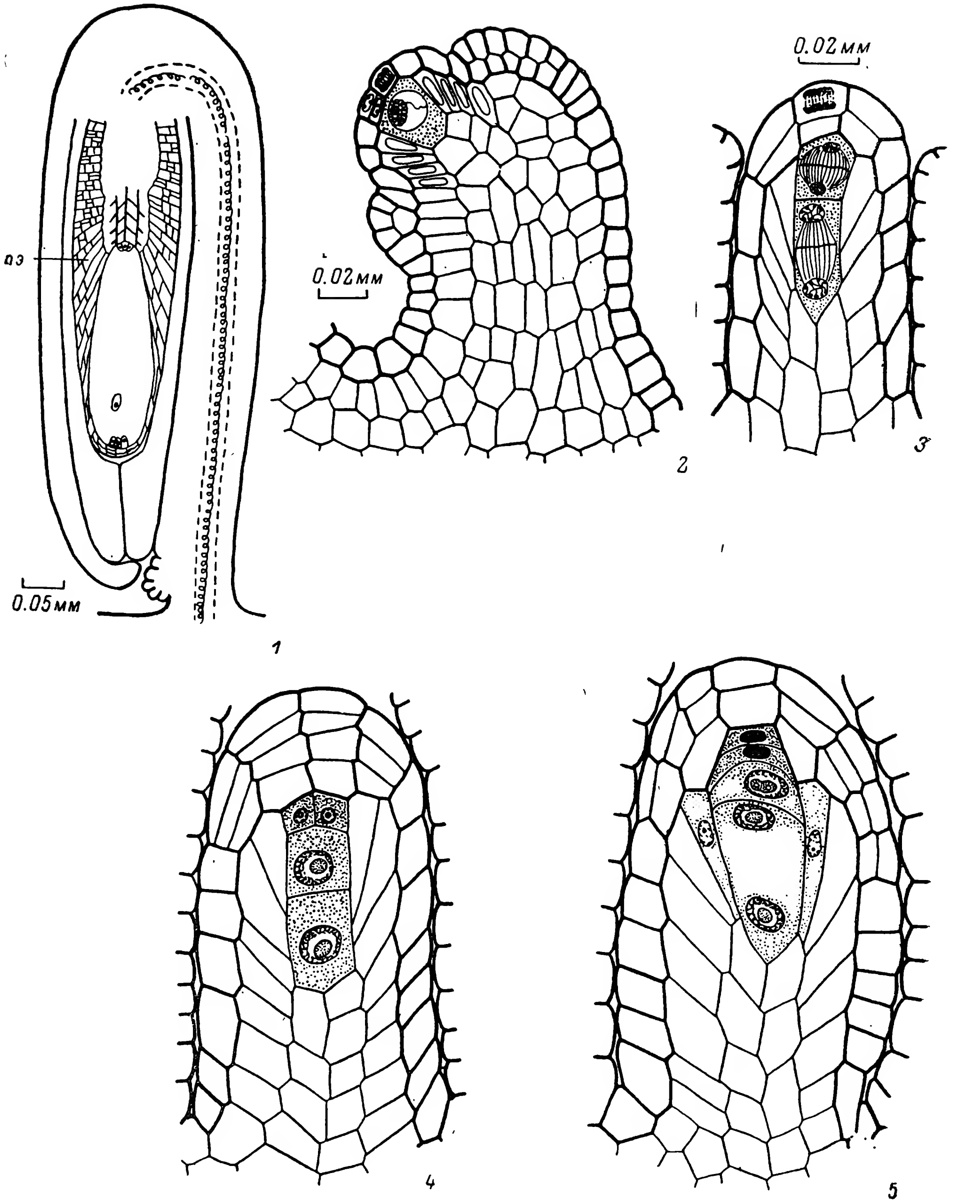
Особенности развития женской генеративной сферы представителей трибы *Polygonateae* подсем. *Convallarioideae* сем. *Asparagaceae* [1] неоднократно привлекали внимание эмбриологов. Исследованиями F. McAllister (1914), H. Stenar (1935, 1953), R. Walker (1944), I. Bjornstad (1970), A. Pahuja, V. Kumar (1970), F. Utech, S. Kawano (1976), P. Rao, A. Kaur (1979), автора настоящей статьи (Сатарова, 1984) и других были выявлены характерные черты строения семяпочки, мегаспорогенеза и мегагаметогенеза у представителей родов *Disporum*, *Clintonia*, *Polygonatum*, *Smilacina* и *Maianthemum*. Однако ряд родов трибы *Polygonateae*, и среди них род *Streptopus*, до сих пор остаются эмбриологически мало исследованными. Так, лишь в работе McAllister (1914) кратко освещено развитие зародышевого мешка у *Streptopus roseus*. Сведения о развитии семяпочки у видов рода *Streptopus* отсутствуют. В связи с этим мы предприняли исследование развития и строения семяпочки и зародышевого мешка у *S. amplexifolius* (L.) DC.

Материал и методика

Материал по *S. amplexifolius* был собран в Главном Ботаническом саду АН СССР (Москва). Фиксацию бутонов и цветков проводили смесью FAA. Препараты изготовляли по общепринятой цитоэмбриологической методике. Толщина срезов составляла 10 мкм. Препараты окрашивали сафранином по Картису и фуксин-сернистой кислотой по Фёльгену с подкраской гематоксилином Эрлиха и алциановым синим.

---

[1] В данной работе мы придерживаемся классификации цветковых растений, предложенной А. Л. Тахтаджяном (Takhtajan, 1980).



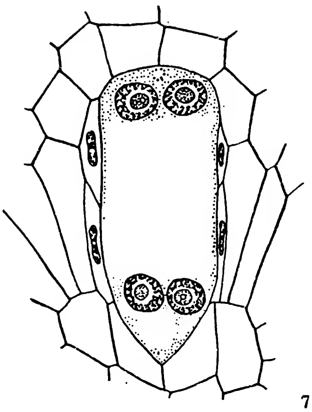
Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Streptopus amplexifolius*.

1 — семяпочка на стадии зрелого зародышевого мешка; *2* — семяпочка на стадии профазы I деления мейоза; *3* — строение нуцеллуса в период телофазы II деления мейоза; *4* — строение нуцеллуса на стадии тетрады мегаспор; *5* — строение нуцеллуса на стадии 2-ядерного зародышевого мешка; *6* — рост 2-ядерного зародышевого мешка, разрушение нефункционирующих мегаспор; *пэ* — производные эпидермы. *7* — 4-ядерный зародышевый мешок; *8* — строение нуцеллуса на стадии сформированного зародышевого мешка; *ксс* — клетки субэпидермального слоя; *9* — строение нуцеллуса на стадии зрелого зародышевого мешка.

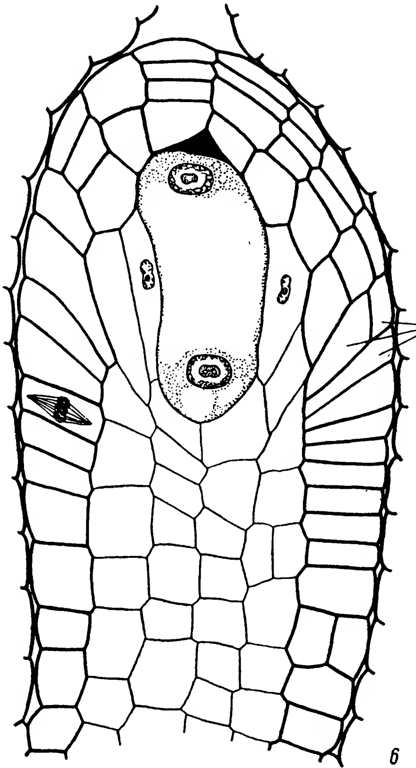
Результаты исследований

Гинецей *S. amplexifolius* синкарпный, завязь трехгнездная, семяпочки многочисленны (42), прикреплены вблизи краев плодолистиков вдоль швов, что соответствует угловой плацентации, по классификации Тахтаджяна (1948).

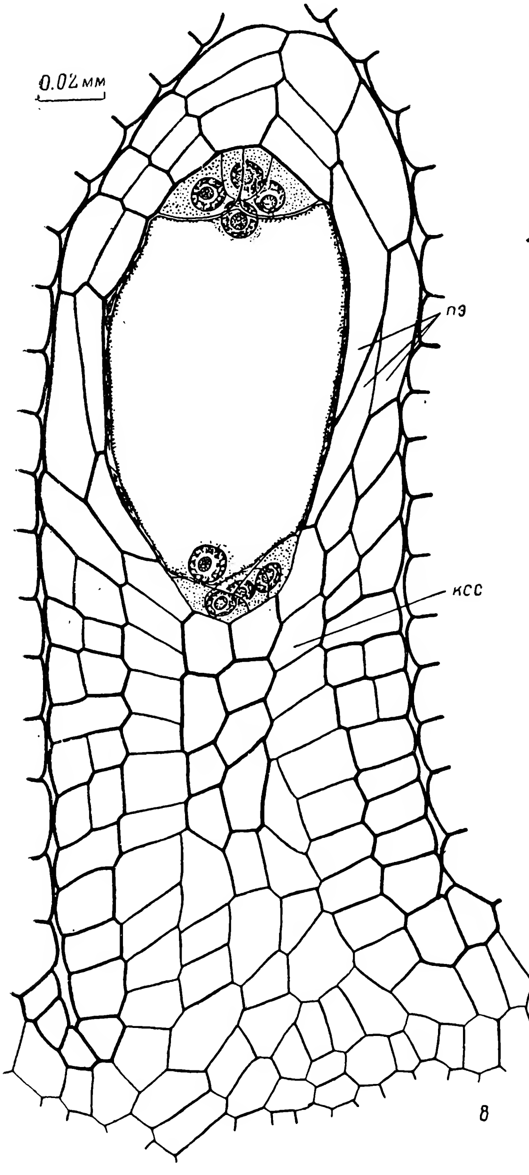
Семяпочка *S. amplexifolius* закладывается в виде меристематического бугорка, интенсивно растущего в глубь гнезда завязи. Одновременно с закладкой валика внутреннего интегумента семяпочка начинает изгибаться. К стадии поздней профазы I деления мейоза она поворачивается на 90, а к стадии тетрады — на 180° и таким образом становится анатропной (см. рисунок, *1*).



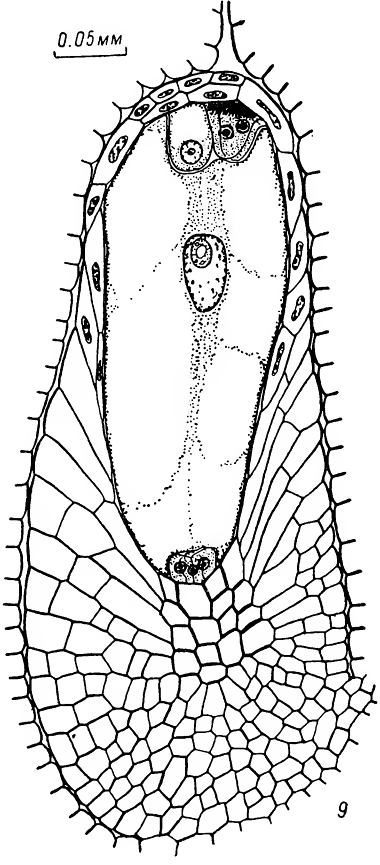
7



6



8



9

Нуцеллус семяпочки *S. amplexifolius* в период заложения валиков интегументов представлен эпидермой, субэпидермальным слоем, в котором выделяется археспориальная клетка, и клетками, лежащими под субэпидермальным слоем (см. рисунок, *2*). Археспориальная клетка непосредственно становится мегаспороцитом, отделение париетальной клетки не происходит. В эпидерме нуцеллуса формируется нуцеллярный колпачок (см. рисунок, *2—6*, *8*). В процессе развития зародышевого мешка клетки субэпидермального слоя в латеральной, окружающей зародышевый мешок части нуцеллуса разрушаются (см. рисунок, *5—8*), а в базальной его части сохраняются (см. рисунок, *8*), оставаясь густоплазменными, содержат крупные ядра. Оболочки клеток у основания зародышевого мешка утолщаются, формируя гипостазу. В клетках эпидермального слоя латеральной и базальной частей нуцеллуса после образования 2-ядерного зародышевого мешка проходят периклинальные деления (см. рисунок, *6*). На стадии сформированного зародышевого мешка (*8*) в апикальной части нуцеллуса сохраняется 3—5-слойный нуцеллярный колпачок, в латеральной его части 1—2 слоя эпидермы примыкают к зародышевому мешку, они сильно вытянуты, содержат бледноокрашиваемую цитоплазму и небольшие ядра. В базальной зоне производные эпидермы нуцеллуса к этой стадии несколько вытягиваются в антиклинальном направлении, имеют крупные ядра и густую цитоплазму, примыкают к клеткам субэпидермального слоя. В период созревания зародышевого мешка нуцеллус *S. amplexifolius* претерпевает дальнейшие изменения (*8*, *9*). Клетки нуцеллярного колпачка в это время начинают дегенерировать и вскоре после оплодотворения исчезают. Латеральная зона нуцеллуса к стадии зрелого зародышевого мешка представлена 1—2 слоями, которые являются производными эпидермы, также проявляющими признаки дегенерации (*9*). Клетки этой зоны вскоре после оплодотворения также лизируются. В отличие от апикальной и латеральной зон в базальной зоне нуцеллуса *S. amplexifolius* в период созревания зародышевого мешка проходят интенсивные периклинальные деления клеток эпидермы, субэпидермального и глубжележащих слоев. Эти деления, сопровождаемые ростом клеток, приводят к разрастанию основания нуцеллуса (*9*). Оно сохраняется длительное время после оплодотворения и постепенно разрушается лишь по мере развития семени.

Семяпочка *S. amplexifolius* имеет два интегумента. Микропиле сформировано внутренним интегументом, вход в микропилярный канал прикрывает наружный край наружного интегумента (*1*). Внутренний интегумент 2-слойный, закладывается раньше наружного. Наружный интегумент также 2-слойный, но со стороны фуникулуса не выражен.

Семяпочка *S. amplexifolius* имеет проводящий пучок, который поднимается по фуникулусу и, не разветвляясь, заканчивается у основания нуцеллуса (*1*). На ранних этапах проводящий пучок представлен прокамбиальными клетками. В дальнейшем в нем дифференцируются элементы флоэмы и ксилемы со спиральными утолщениями. Семяпочка *S. amplexifolius* имеет фуникулярный обтуратор (*1*).

В семяпочке *S. amplexifolius*, как правило, закладывается и вступает в мейоз одна археспориальная клетка (*2*). В редких случаях мы наблюдали вступление в мейоз в одной и той же семяпочке сразу двух археспориальных клеток. Профаза I деления является самой длительной фазой мейоза. Первое мейотическое деление сопровождается заложением поперечной клеточной перегородки и заканчивается формированием диады. Обе ее клетки имеют равные размеры, но иногда халазальная клетка несколько крупнее микропилярной. Во время II деления мейоза клеточная перегородка в халазальной клетке диады всегда закладывается поперечно. Положение клеточной перегородки в микропилярной клетке бывает либо поперечным, либо продольным. Таким образом, в результате мегаспорогенеза у *S. amplexifolius* формируются линейные (*3*) или Т-образные (*4*) тетрады мегаспор. Иногда микропилярная клетка диады вообще не делится, в таких случаях мегаспорогенез заканчивается образованием триады.

Начало зародышевому мешку дает халазальная мегаспора тетрады, остальные мегаспоры постепенно дегенерируют. Халазальная мегаспора увеличивается в размере, ее цитоплазма вакуолизируется. Митотическое деление ядра халазальной мегаспоры приводит к образованию 2-ядерного зародышевого мешка.

Его ядра отходят к полюсам, между ними формируется крупная центральная вакуоль (*5*). В редких случаях наряду с делением ядра халазальной мегаспоры мы наблюдали и деление ядра эпихалазальной мегаспоры тетрады. Образовавшийся из халазальной мегаспоры 2-ядерный зародышевый мешок интенсивно (*5*, *6*) растет. В этот период полностью разрушаются нефункционирующие мегаспоры, а микропилярный конец зародышевого мешка достигает нуцеллярного колпачка. Следующие друг за другом два митотических деления приводят к формированию вначале 4- (*7*), а затем 8-ядерного 7-клеточного зародышевого мешка (*8*). В последнем дифференцируются 3-клеточный яйцевой аппарат, центральная клетка с двумя полярными ядрами и 3 клетки-антиподы.

Таким образом, сформированный зародышевый мешок *S. amplexifolius* является моноспорическим, трехмитозным, биполярным, что соответствует Polygonum-типу развития зародышевого мешка.

В ходе созревания зародышевый мешок *S. amplexifolius* значительно увеличивается в размере. Ядро яйцеклетки смещается к апикальной ее части, в базальной формируется крупная вакуоль. В апикальных частях синергид появляются округлые вакуоли. Ядра синергид располагаются примерно в центре клеток. В зрелом, готовом к оплодотворению зародышевом мешке (*9*) синергиды интенсивно окрашиваются и содержат густую цитоплазму без крупных вакуолей. В базальной части синергид развивается нитчатый аппарат. Полярные ядра центральной клетки сливаются вблизи яйцевого аппарата. Крупное вторичное ядро перед оплодотворением располагается ближе к центру центральной клетки, в тяже цитоплазмы, идущем от яйцевого аппарата к антиподам. Антиподы представлены тремя небольшими клетками, ядра которых интенсивно окрашиваются по Фёльгену. Антиподы сохраняются длительное время, вплоть до деления зиготы.

Обсуждение результатов

Как уже указывалось, в литературе отсутствуют данные по развитию семяпочки у представителей рода *Streptopus*. Мы определяем семяпочку *S. amplexifolius* как анатропную, с двумя интегументами, гипостазой, фуникулусом и фуникулярным обтуратором. В нуцеллусе *S. amplexifolius* париетальная ткань отсутствует, но формируется 3—5-слойный нуцеллярный колпачок. По классификации, принятой в «Сравнительной эмбриологии цветковых растений» (1981), семяпочку *S. amplexifolius* можно определить как слабокрассинуцеллятную, а по G. Davis (1966) — как псевдокрассинуцеллятную. По классификации Е. Л. Кордюм (1978), семяпочку этого вида следует отнести к группе А, типу Anisum. На стадии зрелого зародышевого мешка в апикальной и латеральной частях нуцеллуса имеются лишь дегенерирующие остатки клеток, тогда как базальная часть остается хорошо развитой, она массивна, многослойна.

Имеющиеся в литературе данные по развитию зародышевого мешка у видов рода *Streptopus* касаются лишь одного вида — *S. roseus* (McAllister, 1914). Однако описание хода мегаспорогенеза и мегагаметогенеза, приведенное автором, довольно противоречиво, поэтому S. Maheshwari (1955) на основании данных McAllister относит зародышевый мешок *S. roseus* к Polygonum-типу, а Bjornstad (1970) — к Allium-типу, причем последний считает необходимым переисследование *S. roseus* с целью уточнения типа развития его зародышевого мешка.

У исследованного нами *S. amplexifolius* формируются линейные и Т-образные тетрады мегаспор. Начало зародышевому мешку дает халазальная мегаспора. Зародышевый мешок *S. amplexifolius* — моноспорический, трехмитозный, биполярный, что соответствует Polygonum-типу. Яйцеклетка типичной организации, синергиды имеют нитчатый аппарат, полярные ядра сливаются до оплодотворения. Три клетки-антиподы сохраняются вплоть до деления зиготы.

Автор благодарит М. С. Яковлева за помощь, оказанную при подготовке этой статьи, а также Р. А. Карписонову за предоставленную возможность сбора материала.

ЛИТЕРАТУРА

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 220 с. — *Сатарова Т. Н.* Эмбриология *Smilacina racemosa* и *S. stellata* (*Asparagaceae*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 481—491. — *Сравнительная* эмбриология цветковых растений. *Winteraceae—Juglandaceae*. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Тахтаджян А. Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: МОИП, 1948. 300 с. — *Bjornstad I.* Comparative embryology of *Asparagoideae—Polygonateae*, *Liliaceae*. — Nyt Mag. Bot., 1970, vol. 17, N 3—4, p. 169—207. — *Davis G.* Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y. etc.: John Wiley & Sons, 1966. 528 p. — *Maheshwari S.* The occurrence of bisporic embryo sacs in Angiosperms. A critical review. — Phytomorphology, 1955, vol. 5, N 1, p. 67—99. — *McAllister F.* The development of the embryo sac in the *Convallariaceae*. — Bot. Gaz., 1914, vol. 58, N 2, p. 137—153. — *Pahuja A.*, *Kumar V.* Embryo sac development, cytology and systematic position of *Clintonia*. — Phytomorphology, 1970, vol. 20, N 2, p. 97—102. — *Rao P.*, *Kaur A.* Sporogenesis and gametophytes of *Polygonatum cirrhifolium*. — Phytomorphology, 1979, vol. 29, N 2, p. 93—97. — *Stenar H.* Embryologische und zytologische Beobachtungen über *Maianthemum bifolium* und *Smilacina stellata*. — Ark. Bot., 1935, Bd 26A, N 08, S. 1—20. — *Stenar H.* The embryo sac type in *Smilacina*, *Polygonatum* and *Theropogon* (*Liliaceae*). — Phytomorphology, 1953, vol. 3, N 3, p. 326—338. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359. — *Utech F.*, *Kawano S.* Biosystematic studies on *Maianthemum* (*Liliaceae—Polygonatae*). VIII. Floral anatomy of *M. dilatatum*, *M. bifolium* and *M. canadense*. — Bot. Mag. Tokyo, 1976, vol. 89, N 1015, p. 145—157. — *Walker R.* Chromosome number, megasporogenesis and development of embryo sac of *Clintonia*. — Bul. Torr. Bot. Club., 1944, vol. 71, N 5, p. 529—535.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VIII 1984.

УДК 581.524.44 (234.421.1)

Бот. журн., т. 70, № 3

Г. Г. Жиляев

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ КОМПОНЕНТОВ СООБЩЕСТВА ULMARIETUM CENTAUREOSUM В КАРПАТАХ

G. G. ZHILYAYEV. COENOPOPULATIONS OF COMPONENTS OF THE ULMARIETUM CENTAUREOSUM BLOCK COMMUNITY IN THE KARPATIANS

В субальпийском поясе Карпат исследованы возрастная структура, жизненное состояние, запас фитомассы, плотность популяций сообщества Ulmarietum centaureosum. В составе ценоза насчитывается 28 видов сосудистых растений, некоторые из них редкие и эндемичные. Более половины ценопопуляций квалифицируются как нормальные и рассматриваются в качестве постоянных и устойчивых компонентов сообщества. Остальные — неустойчивые, внедряющиеся или вымирающие, с неполночленностью возрастного состава, ослабленным семенным и вегетативным возобновлением с чертами ценопопуляций инвазионного и инвазионно-регрессивного типов. Основные параметры сообщества определяются 8—10 видами, ценопопуляции которых характеризуются устойчивой возрастной структурой, высокой численностью особей, значительной фитомассой, регулярным семенным и вегетативным возобновлением.

Идея ценопопуляционного анализа растительных сообществ, выдвинутая и обоснованная Т. А. Работновым (1945, 1950), дает представление о фитоценозе как совокупности разных типов ценопопуляций. Ее практическая реализация создает предпосылки для прогнозов развития и эволюции ценозов.

Цель настоящей работы — изучить возрастную структуру, жизненное состояние, численность особей и запас фитомассы ценопопуляций компонентов растительного сообщества Ulmarietum centaureosum. Это одно из немногих первичных крупнотравных растительных сообществ, сохранившихся в настоящее время в Карпатах. В его составе целый ряд редких и эндемичных видов Карпат, ценопопуляционная структура которых совершенно не изучена.

Сообщество расположено на склоне южной экспозиции ледникового кара на высоте 1650 м над ур. м. Стационарные исследования начаты в 1977 г. и продолжаются в настоящее время.

ТАБЛИЦА 1

Численность и возрастной состав ценопопуляций в сообществе Ulmarietum centaureosum

Вид	Численность особей, экз/м²		Участие возрастных групп в возрастном спектре, %					
	подрост	взрослая фракция	v	g_1	g_2	g_3	ss	s
Aconitum variegatum L.	—	0.1	—	—	—	100.0	—	—
Allium victorialis L.	0.7	13.2	78.8	3.0	10.9	—	6.1	1.2
Anemonoides nemorosa (L.) Holub	0.6	13.3	91.6	—	—	—	4.2	4.2
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	6.6	1.7	80.9	9.6	9.5	—	—	—
Calamagrostis villosa (Chaix) J. F. Gmel.	—	27.6	74.8	0.4	—	1.8	14.0	9.0
Cardaminopsis neglecta (Schult.) Hayek	0.1	66.1	46.2	46.2	3.0	0.8	2.7	1.1
Carex sylvatica Huds.	—	0.3	25.0	—	—	—	75.0	—
Centaurea marmarosiensis (Jáv.) Czer.	—	54.9	45.2	14.1	25.7	4.7	6.6	3.7
Chaerophyllum aromaticum L.	0.2	0.2	50.0	—	—	—	—	50.0
Cirsium waldsteinii Rony	1.7	1.4	61.1	5.5	16.7	5.5	11.2	—
Dactylis glomerata L.	0.1	13.3	73.5	—	—	—	16.3	10.2
Dentaria glandulosa Waldst. et Kit.	—	1.5	63.2	—	31.5	5.3	—	—
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	0.2	0.5	50.0	—	—	—	16.7	33.3
Doronicum carpaticum (Griseb. et Schenk) Nym.	—	0.1	—	—	100.0	—	—	—
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	120.0	34.4	48.8	10.5	18.6	5.2	9.3	7.6
Geranium alpestre Schur	—	1.2	80.0	—	4.0	4.0	4.0	—
Heracleum carpaticum Porc.	—	0.1	50.0	50.0	—	—	—	—
Hypericum prinatum Boiss. et Bal.	2.2	24.3	71.4	3.0	6.9	3.0	11.5	4.2
Leucanthemum waldsteinii (Sch. Bip.) Pouzar	13.5	5.4	80.6	—	3.0	1.5	10.4	4.5
Lilium martagon L.	—	0.3	75.0	—	—	25.0	—	—
Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffm.	0.5	24.6	36.2	21.4	20.2	7.8	10.4	4.0
Primula poloninensis (Domin.) Fed.	1.2	20.1	84.0	0.8	6.4	2.0	4.4	2.4
Ranunculus carpaticus Herbich	0.2	1.9	91.7	—	—	—	—	8.3
Senecio nemorensis L.	4.4	3.2	18.5	22.2	49.4	5.0	—	4.9
Soldanella hungarica Simonk.	—	1.4	23.5	5.9	17.7	35.3	11.8	5.9
Stellaria nemorum L.	0.3	10.1	76.0	2.6	4.7	2.6	7.9	6.2
Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd.	1.0	31.4	61.2	6.6	9.9	4.5	10.4	7.4
Thalictrum aquilegifolium L.	0.1	2.6	36.4	9.1	30.3	24.2	—	—

Примечание. Прочерк означает, что возрастная группа отсутствует.

Высокая степень увлажнения обеспечивается постоянным стоком талых вод, благоприятный температурный режим и высокая освещенность — южной экспозицией. Расположение участка в труднопроходимых зарослях сосны горной *Pinus mugo* Turra препятствовало выпасу сельскохозяйственных животных и до введения режима заповедания способствовало сохранению в составе сообщества первичных видов.

Для каждого вида определены запас фитомассы, численность, жизненное состояние, возрастное состояние особей, возрастная структура и тип ценопопуляций (Работнов, 1964; Жукова и др., 1976). Применена индексация возрастных состояний А. А. Уранова (1973), в частности выделялись всходы (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g_1), зрелые генеративные (g_2), старые генеративные (g_3), субсенильные (ss), сенильные (s) группы особей.

При определении возрастной структуры и численности ценопопуляций использованы принципы выделения счетных единиц О. В. Смирновой (1976). Виргинильные особи в отличие от других возрастных групп исследованных видов четко различаются по многим количественным показателям (высоте, массе надземной части, числу листьев, площади ассимиляционной поверхности), что послужило основанием для выделения трех групп жизненного состояния: высшей, средней, низшей (Ермакова, 1976).

В сообществе Ulmarietum centaureosum выявлены 28 видов травянистых многолетников, многие из которых являются эндемиками и отсутствуют в других фитоценозах. *Aconitum variegatum*, *Lilium martagon*, *Allium victorialis* относятся к редким и исчезающим в Карпатах видам. Анализ возрастной структуры, численности и семенного возобновления дает основание считать ценопопуляции двух первых неустойчивыми, вымирающими (табл. 1). Ценопопуляция *A. victorialis* характеризуется высокой численностью особей — 13.9 экз/м^2, регулярным пополнением генеративно возникшим потомством. Отношение всходов, ювенильных, имматурных особей к остальным возрастным группам у этого вида составляет 1 : 18, а численность и фитомасса виргинильных, мо-

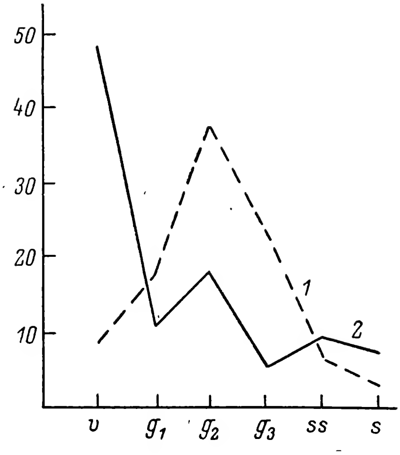
ТАБЛИЦА 2

Вес особей и запас фитомассы ценопопуляций сообщества Ulmarietum centaureosum

Вид	Вес одной особи, г								Общий запас фитомассы, г/м^2
	v			g_1	g_2	g_3	ss	s	
	высший уровень жизненности	средний уровень жизненности	низший уровень жизненности						
Aconitum variegatum L.	—	—	—	—	—	4.9	—	—	0.5
Allium victorialis L.	0.7	0.7	0.5	—	1.3	—	0.1	0.1	3.9
Anemonoides nemorosa (L.) Holub	0.3	0.2	0.1	—	—	—	0.2	0.1	2.5
Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm.	3.7	2.9	1.7	3.0	5.1	—	—	—	6.1
Calamagrostis villosa (Chaix) J. F. Gmel.	0.7	0.6	0.5	1.2	—	1.4	0.5	0.3	22.7
Cardaminopsis neglecta (Schult.) Hayek *	0.3	0.2	0.2	0.3	0.4	0.3	0.2	0.1	15.9
Carex sylvatica Huds.	0.3	0.2	0.1	—	—	—	0.3	—	0.1
Centaurea marmarosiensis (Jáv.) Czer.	1.4	1.1	1.1	2.2	2.2	2.2	1.0	1.0	90.3
Chaerophyllum aromaticum L.	1.7	1.1	1.0	—	—	—	—	—	0.4
Cirsium waldsteinii Rony	2.6	2.2	0.7	3.1	12.8	6.5	1.3	—	7.3
Dactylis glomerata L.	1.7	1.1	0.8	—	—	—	0.6	0.5	10.5
Dentaria glandulosa Waldst. et Kit.	0.5	0.3	0.2	—	0.7	0.4	—	—	0.7
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.	1.4	1.2	0.8	—	—	—	1.4	0.7	0.5
Doronicum carpaticum (Griseb. et Schenk) Nym.	—	—	—	—	3.8	—	—	—	38.2
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.	1.8	1.1	0.9	2.5	5.2	3.4	0.9	0.4	78.4
Geranium alpestre Schur	0.8	0.7	0.2	—	1.6	1.1	0.9	—	1.3
Heracleum carpaticum Porc.	10.7	10.0	3.5	19.3	—	—	—	—	1.4
Hypericum prinatum Boiss. et Bal.	0.7	0.6	0.5	0.7	0.8	0.7	0.3	0.2	13.6
Leucanthemum waldsteinii (Sch. Bip.) Pouzar	0.2	0.1	0.1	—	0.6	0.3	0.1	0.1	1.3
Lilium martagon L.	2.1	1.2	0.6	—	—	3.2	—	—	0.7
Myosotis sylvatica Ehrh. ex Hoffm. *	0.5	0.3	0.3	0.4	1.1	0.9	0.4	0.2	1.3
Primula poloninensis (Domin.) Fed.	0.9	0.6	0.3	0.9	1.1	1.0	0.3	0.1	13.1
Ranunculus carpaticus Herbich	1.1	1.0	0.9	—	—	—	—	0.8	1.7
Senecio nemorensis L.	1.6	1.1	1.1	1.4	2.7	1.9	—	0.7	5.2
Soldanella hungarica Simonk.	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	0.2
Stellaria nemorum L.	0.2	0.1	0.1	0.2	0.28	0.3	0.2	0.1	2.1
Symphytum cordatum Waldst. et Kit. ex Willd.	1.1	0.7	0.2	1.7	2.1	1.9	0.9	0.5	41.1
Thalictrum aquilegifolium L.	3.7	2.7	1.2	3.9	4.4	4.2	—	—	9.7
Всего:									370.7

---

* Приводится суммарный вес 10 особей.



Распределение численности (*1*) и фитомассы (*2*) по возрастным группам (*ось абсцисс*) в ценопопуляции *Filipendula ulmaria*.

лодых и зрелых генеративных особей значительно преобладает над старыми (табл. 2).

Возникновение инвазионных и регрессивных ценопопуляций (Работнов, 1950; Рысин, Казанцева, 1975) связано с нерегулярным заносом семенного материала (*Aconitum variegatum*, *Doronicum carpaticum*, *Heracleum carpaticum*, *Lilium martagon*, *Ranunculus carpaticus*), а инвазионно-регрессивных (*Anemonoides nemorosa*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Dactylis glomerata*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex sylvatica*) — с ритмическим. Вследствие ритмичности последние можно отнести к постоянным компонентам исследованного сообщества.

Небольшое число видов (*Anthriscus sylvestris*, *Dentaria glandulosa*, *Geranium alpestre*) представлено ценопопуляциями, занимающими промежуточное положение между инвазионными и нормальными. Они характеризуются неполночленностью, отсутствием субсенильной и сенильной возрастных групп, значительным преобладанием виргинильных особей — 63—88 %. У таких видов может отмечаться семенное, иногда весьма интенсивное размножение (*Anthriscus sylvestris*).

Основная часть видов (54 %) представлена ценопопуляциями нормального типа. Устойчивость возрастной структуры определяется вегетативным размножением особей виргинильного и генеративных возрастных состояний. Семенное размножение, активность которого мы выразили через соотношение численности подроста к численности остальных возрастных групп, колеблется в пределах от 3 : 1 (*Filipendula ulmaria*) до 1 : 826 (*Cardaminopsis neglecta*). Только в трех ценопопуляциях нормального типа (*Calamagrostis villosa*, *Centaurea marmarosiensis*, *Soldanella hungarica*) пополнение генеративно возникшим потомством не отмечено. Ряд ценопопуляций нормального типа не обладает полным набором возрастных групп. При этом отсутствие возрастных групп особей постгенеративной фракции следует считать временным и их появления можно ожидать по мере старения особей. Подобные ценопопуляции мы отнесли к временно неполночленным (*Cirsium waldsteinii*, *Thalictrum aquilegifolium*).

Неполночленность, связанную с выпадением промежуточных возрастных групп в ряду виргинильные-сенильные, следует считать постоянной, вызванной особенностями онтогенеза видов (*Allium victorialis*, *Leucanthemum waldsteinii*, *Senecio nemorensis*) в данных условиях. Общая численность особей в сообществе невысокая — 551.6 экз/м^2, 34 % приходится на подрост, что служит показателем интенсивности семенного размножения и устойчивости сообщества в целом. При этом численность особей в разных ценопопуляциях колеблется от 0.3 (*Carex sylvatica*, *Lilium martagon*) до 154.4 экз/м^2 (*Filipendula ulmaria*). По численности преобладают 8 ценопопуляций: *Calamagrostis villosa*, *Cardaminopsis neglecta*, *Centaurea marmarosiensis*, *Hypericum prinatum*, *Filipendula ulmaria*, *Leucanthemum waldsteinii*, *Myosotis sylvatica*, *Primula poloninensis*. На их долю приходится 77.5 % общей численности особей, в то время как на остальные 20 видов — только 22.5 %. Наиболее обильная ценопопуляция *Filipendula ulmaria* выделяется среди остальных самым интенсивным семенным возобновлением.

Несмотря на невысокую численность особей, запас фитомассы значителен — 370.7 г/м^2 (3.7 т/га). 66.9 % общего запаса фитомассы создают ценопопуляции *Centaurea marmarosiensis*, *Doronicum carpaticum*, *Filipendula ulmaria*, *Symphytum cordatum*, а остальные 24 — всего 33.1 %. По массе доминируют ценопопуляции *Centaurea marmarosiensis* — 90.3 г/м^2 и *Filipendula ulmaria* — 78.4 г/м^2.

Исходя из комплексной оценки характера возрастного состава, численности и запаса фитомассы эдификатором сообщества следует признать *Filipendula ulmaria*, хотя зависимость этих параметров из-за разницы в весе особей разных возрастных групп и уровней жизненности не прямая (см. рисунок).

Проведенные исследования позволяют сделать следующие выводы.

Бо́льшая часть ценопопуляций в составе растительного сообщества Ulmarietum centaureosum по своим характеристикам относится к нормальному типу. Наряду с этим здесь имеются нестабильные инвазионные и инвазионно-регрессивные ценопопуляции.

Переходные между инвазионным и нормальным типом ценопопуляции *Anthriscus sylvestris*, *Dentaria glandulosa*, *Geranium alpestre* следует рассматривать как внедряющиеся в сообщество.

Основные черты сообщества формируются 8—10 ценопопуляциями нормального типа с устойчивой возрастной структурой, высокими численностью и биомассой, регулярностью процессов вегетативного и семенного размножения.

ЛИТЕРАТУРА

Ермакова И. М. Жизненность ценопопуляций и методы ее определения. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 92—105. — *Жукова Л. А.*, *Заугольнова Л. Б.*, *Смирнова О. В.* Введение. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 5—12. — *Работнов Т. А.* Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. — Бот. журн., 1945, т. 30, № 4, с. 167—177. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 1. М.: Наука, 1950, с. 465—483. — *Работнов Т. А.* Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 132—145. — *Рысин Л. П.*, *Казанцева Т. Н.* Метод ценопопуляционного анализа в геоботанических исследованиях. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 199—209. — *Смирнова О. В.* Объем счетной единицы при изучении ценопопуляций растений различных биоморф. — В кн.: Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1976, с. 72—80. — *Уранов А. А.* Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений. — Тез. докл. 5 съезда ВБО. Киев: Наук. думка, 1973, с. 217—219.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Львовское отделение.

Получено 26 IX 1983.

УДК 581.524.44 : 582.475 (571.66)

Бот. журн., т. 70, № 3

Ю. Н. Нешатаев, В. Ю. Нешатаева

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗМЕЩЕНИЯ СООБЩЕСТВ *PINUS PUMILA* (*PINACEAE*) В КРОНОЦКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

YU. N. NESHATAYEV, V. YU. NESHATAYEVA. PATTERNS IN THE DISTRIBUTION OF COMMUNITIES *PINUS PUMILA* (*PINACEAE*) IN THE KRONOTSK STATE RESERVE

С помощью информационно-логического метода определяли зависимость размещения сообществ формации кедрового стланика от факторов рельефа (высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склона). Установлено, что на верхнем пределе распространения (700—1000 м над ур. м.) формация представлена сообществами кустарничкового и лишайникового классов ассоциаций. Средние высоты (400—700 м) занимают сообщества зеленомошного и беднотравного классов, на нижнем пределе распространения (200—400 м) преобладают травяные кедровостланики. Влияние экспозиции и крутизны склона выражено слабее. Наибольшее разнообразие сообществ представлено на склонах северной, северо-западной и западной экспозиций крутизной до 5—10°. Распространение сообществ кедрового стланика в различных районах заповедника связано с типом поясности и особенностями климата района.

Кедровый стланик *Pinus pumila* (Pall.) Regel широко распространен в горных системах Северо-Восточной Азии от Чукотки до Хамар-Дабана и Сихотэ-Алиня. Его сообщества охарактеризованы в ряде работ лесоводов, экологов и геоботаников (Тихомиров, 1946, 1949; Пивник, 1958; Тихомиров, Пивник, 1961; Котляров, 1973, 1977; Моложников, 1975, и др.). Сведения о сообществах кедрового стланика на Камчатке имеются в нескольких работах (Липшиц, Ливеровский, 1937; Комаров, 1940; Стариков, Дьяконов, 1954; Hultén, 1974). Особый интерес, по нашему мнению, представляет выяснение зависимости размещения сообществ кедрового стланика от факторов рельефа (высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склонов), а также в связи с геоморфологическими и климатическими особенностями районов его обитания в пределах обширной территории Кроноцкого государственного заповедника (около 964 тыс. га), охватывающей значительную часть восточного побережья Камчатки. В условиях ясно выраженного горного ландшафта все эти особенности рельефа оказывают сильное влияние на перераспределение тепла и влаги и приводят к большим различиям в характере размещения основных классов ассоциаций кедровостланиковых сообществ в разных геоботанических и ландшафтных районах Кроноцкого заповедника. Так, приморские аллювиальные равнины, уступы и склоны вулканического дола с высотами 700—1400 м над. ур. м.[1] с цепью действующих и потухших вулканов, из которых Кроноцкая сопка достигает 3528 м, характеризуются влажным морским климатом. Среднегодовая температура воздуха здесь +1.7 °С, годовое количество осадков достигает 1239 мм (по данным метеостанции Семлячики, расположенной на высоте 25 м). В удаленных от побережья частях заповедника под влиянием экранирующего действия горных цепей, изолирующих межгорные котловины в районе Кроноцкого озера, долин рек Лиственничной и Унаны от влияния влажных воздушных масс, климатические условия приближаются к условиям Центральной Камчатской депрессии. По данным метеостанции Кроноцкое озеро (375 м), среднегодовая температура воздуха здесь —3.1 °С, осадков выпадает в год всего 386 мм («Справочник по климату СССР», 1966, 1968). Следует также отметить, что в пределах приморского Семячикско-Чажминского геоботанического района особой океаничностью отличается Кроноцкий п-ов, где развито современное оледенение на высотах около 1000 м.

Материалом для анализа послужили 150 геоботанических описаний пробных площадей сообществ кедрового стланика, выполненных в 1974—1978 гг. Камчатской экспедицией кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета, изучавшей растительность Кроноцкого заповедника с целью составления геоботанической карты. Описания производили на пробных площадях 10×10 м, которые закладывали через 100 м вдоль опорных профилей. Одновременно вели барометрическое нивелирование, определение экспозиции и крутизны склона.

Формация кедрового стланика является одной из наиболее распространенных в Кроноцком заповеднике. Ее сообщества занимают около 135 тыс. га — 14 % площади заповедника. В пределах формации были выделены 30 ассоциаций, объединенных в 17 групп и 7 классов ассоциаций (Нешатаева, 1983а). Таксономическое разнообразие связано с флористическим составом сообществ формации, соотношением и экологией видов, слагающих фитоценозы, а также с разнообразием условий местообитания (от приморских равнин до горных тундр). Всего в пределах формации в 150 описаниях зарегистрировано 119 видов растений (69 сосудистых, 23 вида мохообразных, 27 видов лишайников). Были выявлены тесные связи формации как с лесными бореальными, так и с тундровыми фитоценозами (Нешатаева, 1983б).

При анализе размещения сообществ кедрового стланика в связи с рельефом применялся информационно-логический метод (Пузаченко, Мошкин, 1969), позволяющий установить наиболее вероятные связи сообществ с высотными ступенями, экспозицией и крутизной склонов. Примеры вычислений приведены в табл. 1 и 2. Расчеты производили по формулам

$$C = \frac{P(a/b)}{P(a)}, \qquad (1)$$

где C — коэффициент коллигации (наибольшего правдоподобия), представляющий собой отношение вероятности встречаемости каждого класса явления a в пределах каждой ступени фактора b к вероятности его встречаемости в общей выборке. Чем это отношение больше единицы, тем вероятнее связь этого класса явления с данной ступенью фактора; $P(a/b)$ — апостериорная (условная) вероятность наблюдаемой совместной встречаемости каждого класса ассоциаций a в пределах каждого ранга фактора b; $P(a)$ — априорная вероятность встречаемости каждого класса ассоциаций в общей выборке.

---

[1] Ниже все высоты даны в метрах над уровнем моря.

$$K = \frac{T(a,\ b)}{H(B)}, \tag{2}$$

где K — информационный коэффициент связи, вычисляемый как отношение величины информации, полученной от каждой ступени фактора b относительно каждого класса явления a, к общей величине информации, содержащейся в изучаемом факторе B;

$$T(a,\ b) = \Sigma J(a/b)\, P(b), \tag{3}$$

где $J(a/b)$ — информация, содержащаяся в каждом ранге фактора b и вычисляемая как разность между общей информацией, содержащейся в данном явлении A, и суммой информаций, содержащихся в каждом ранге фактора по отношению к каждому классу явления $H(a/b)$, т. е.

$$J(a/b) = H(A) - \Sigma H(a/b);$$

$P(b)$ — априорная вероятность каждого ранга фактора b; $H(B)$ — общая информация, имеющаяся в данном факторе B, которая определяется как сумма неопределенностей всех рангов фактора, т. е.

$$H(B) = \Sigma H(b),$$

где

$$H(b) = -P(b) \log_2 P(b).$$

Величина неопределенности (в битах) для каждого показателя вероятности определялась по таблицам (Пузаченко, Мошкин, 1969).

Расчеты подтвердили, что высота над уровнем моря является ведущим фактором рельефа, оказывающим наибольшее влияние на размещение кедровостланиковых сообществ. Воздействия экспозиции и крутизны склона незначительны. Общая связь сообществ кедрового стланика с факторами рельефа, выраженная через информационный коэффициент, составляет для высоты над уров-

ТАБЛИЦА 1

Расчет коэффициентов коллигации C для выявления связей между отдельными синтаксонами кедровостлаников и ступенями крутизны склона

Крутизна склона, градусы (B)	Классы ассоциаций кедровостлаников (A)							Σb	Pb
	зеленомошные	травяные	беднотравные	кустарниковые	кустарничковые	лишайниковые	сфагновые		
0	18 *1.32 (0.33)	8 *1.27 (0.14)	4 1.00 (0.07)	12 0.88 (0.22)	7 0.62 (0.13)	4 *1.17 (0.07)	2 0.80 (0.04)	55	0.37
1—10	15 0.96 (0.24)	7 1.00 (0.11)	7 *1.57 (0.11)	11 0.72 (0.18)	16 *1.24 (0.26)	3 0.83 (0.05)	2 0.60 (0.03)	61	0.40
11—20	3 0.72 (0.18)	—	—	11 *2.60 (0.65)	3 0.86 (0.18)	—	—	17	0.11
21—30	2 0.48 (0.12)	1 0.54 (0.06)	—	3 0.72 (0.18)	6 *1.67 (0.35)	2 *2.00 (0.12)	3 *3.60 (0.18)	17	0.11
Σa	38	16	11	37	32	9	7	150	
$P(a)$	0.25	0.11	0.07	0.25	0.21	0.06	0.05		

Примечание. В числителе показано число встреч данного класса явления при данном ранге фактора (число описаний), в знаменателе — значения коэффициента коллигации C. Значимые коэффициенты (при $C > 1$) отмечены звездочкой. В скобках показана величина вероятности $P(a/b)$.

ТАБЛИЦА 2

Расчет информационного коэффициента *K* для определения величины связи сообществ кедрового стланика с крутизной склонов

Крутизна склона, градусы (*B*)	Классы ассоциаций кедровостлаников (*A*)							*P* (*b*)	*H* (*b*)	*H* (*a*/*b*)	*J* (*a*/*b*)	*J* (*a*/*b*)× ×*P* (*b*)
	зеленомошные	травяные	беднотравные	кустарниковые	кустарничковые	лишайниковые	сфагновые					
0	(0.33) 0.53	(0.14) 0.40	(0.07) 0.27	(0.22) 0.48	(0.13) 0.38	(0.07) 0.27	(0.04) 0.18	0.37	0.53	2.51	0.04	0.01
1—10	(0.24) 0.49	(0.11) 0.35	(0.11) 0.35	(0.18) 0.44	(0.26) 0.50	(0.05) 0.22	(0.03) 0.15	0.40	0.53	2.50	0.05	0.02
11—20	(0.18) 0.44	—	—	(0.65) 0.40	(0.18) 0.44	—	—	0.11	0.35	1.28	1.27	0.14
21—30	(0.12) 0.37	(0.06) 0.24	—	(0.18) 0.44	(0.35) 0.53	(0.12) 0.37	(0.18) 0.44	0.11	0.35	2.39	0.16	0.02
P (*a*)	0.25	0.11	0.07	0.25	0.21	0.06	0.05		[1.76]			[0.19]
H (*a*)	0.50	0.35	0.27	0.50	0.47	0.24	0.22	[2.55]				

Примечание. В круглых скобках показаны величины вероятностей, без скобок — значения неопределенностей, в прямых скобках — суммы соответствующих величин.

нем моря 0.17, для крутизны и экспозиции склона соответственно — 0.11 и 0.09. Таким образом, эти три фактора в сумме определяют около 37 % общего варьирования распределения изученных классов ассоциаций кедровостлаников в этом районе.

По данным информационно-логического анализа на нижнем пределе распространения кедровостлаников (150—400 м) представлены в основном травяные кедровостланики с преобладанием в травянистом ярусе злаков (*Calamagrostis langsdorffii* (Link.) Trin, *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur) или низкотравья (*Maianthemum dilatatum* (Howell) Nels et Macbr., *Trientalis europaea* L., *Lycopodium annotinum* L.). На верхнем пределе их распространения (700—1100 м, а в подрайоне Кроноцкого п-ва — на высотах 450—500 м) встречаются кустарничковые (с преобладанием *Vaccinium uliginosum* L., *V. minus* (Avrorin) Worosch., *Empetrum sibiricum* V. Vassil.) и лишайниковые (с преобладанием кустистых лишайников *Cladina arbuscula* (Wallr) Hale et W. Culb., *C. rangiferina* (L.) Charm., *C. stellaris* (Opiz.) Brodo) кедровостланики. Средние высоты (400—700 м) занимают зеленомошные (с преобладанием в моховом ярусе *Pleurozium schreberii* (Brid.) Mitt., *Polytrichum commune* Hedw., *Dicranum scoparium* Hedw.) и беднотравные сообщества. По мнению ряда авторов (Пивник, 1958; Колесников, 1969; Моложников, 1975), беднотравные кедровостланики являются возрастной стадией зеленомошных и часто развиваются на месте сгоревших горных лесов (Тюлина, 1954; Тихомиров, Пивник, 1961). Кустарниковые кедровостланики представлены на высотах 450—600 м спиреевыми (с преобладанием в подлеске *Spiraea stevenii* (Schneid.) Rydb.) и рябинниковыми (с *Sorbus sambucifolia* Roem.) сообществами, а на высотах 750—1000 м — более психрофильными рододендровыми (с *Rhododendron aureum* Georgi) сообществами (табл. 3). Сфагновые кедровостланики имеют ограниченное распространение в заповеднике и встречаются на высотах 300—450 м в условиях выклинивания грунтовых вод на бортах речных долин или на нижнем пределе распространения формации (150 м) в заболоченных устьях рек. Они характеризуются преобладанием в моховом ярусе *Sphagnum girgensohnii* Russ., реже — *S. subtile* (Russ.) Warnst. и *S. lenense* H. Lindb.

Специфика геоботанических районов накладывает отпечаток на приуроченность кедровостланиковых сообществ к высотным ступеням, поскольку районы отличаются друг от друга высотным распределением растительных поясов (табл. 4). В Семячикско-Чажминском геоботаническом районе сообщества кедрового стланика играют заметную роль в сложении растительного покрова на высотах 750—900 м и выше. Они занимают уступы и пологие склоны вулканического дола, отдельные куртины поднимаются до высот 1000—1100 м и встреча-

ТАБЛИЦА 3

Связь сообществ кедрового стланика с высотой над уровнем моря

Высота над ур. моря, м	Классы ассоциаций кедровостлаников							Всего описаний
	травяной	бедно-травный	сфагновый	зеленомошный	кустарниковый	кустарничковый	лишайниковый	
0—150	$\frac{5}{6.25}$	—	$\frac{1}{3.12}$	1	—	1	—	8
151—300	$\frac{6}{3.50}$	$\frac{2}{1.71}$	—	$\frac{6}{1.40}$	3	—	—	17
301—450	$\frac{5}{1.50}$	—	$\frac{5}{3.75}$	$\frac{10}{1.20}$	7	4	2	33
451—600	—	1	$\frac{1}{1.50}$	3	$\frac{5}{1.29}$	$\frac{6}{1.76}$	—	16
601—750	—	$\frac{7}{2.43}$	—	$\frac{13}{1.28}$	9	$\frac{9}{1.05}$	$\frac{3}{1.17}$	41
751—900	—	—	—	$\frac{5}{1.12}$	$\frac{7}{1.62}$	$\frac{4}{1.05}$	$\frac{2}{1.67}$	18
Свыше 900	—	1	—	—	$\frac{6}{1.46}$	$\frac{8}{2.24}$	$\frac{2}{2.00}$	17
Всего описаний	16	11	7	38	37	32	9	150

Примечание. Здесь и в табл. 5 в числителе — количество описаний, в знаменателе — только значения коэффициента коллигации выше единицы.

ются на платообразных участках дола (кустарничковые и лишайниковые кедровостланики). Подрайон Кроноцкого п-ова, резко вдающегося в океан, характеризуется сниженностью растительных поясов. Здесь сообщества кедрового стланика встречаются от побережья океана до высот 450—500 и наиболее широко представлены на высотах 150—300 м. Такая инверсия растительных поясов характерна для плоских равнинных поверхностей межгорных котловин, а также для долин рек. Она обусловлена застоем холодных воздушных масс, стекающих с гор в замкнутые котловины. При этом куртины кедрового стланика чередуются с участками каменноберезовых лесов, занимающими крутые склоны. Унано-Лиственничный геоботанический район резко отличается от основной территории заповедника из-за своей изолированности от влияния океана. Широкое развитие межгорных долин в районе Кроноцкой озерной котловины способствует господству на высотах 380—450 м лиственничных (из *Larix cajanderi* Mayr.) и белоберезовых (из *Betula platyphylla* Sukacz.) редколесий с фрагментами шикшево-голубичных тундр и участками кедровостлаников. Гораздо выше, чем в приморских районах, на высотах 450—750 м преобладают каменноберезняки, в подлесок нередко входят куртины кедрового стланика. На высотах 600—800 м кедровостланики вместе с формацией ольхового стланика *Duschekia kamtschatica* (Regel) Pouzar образуют пояс стлаников. На высотах около 900 м встречаются горные тундры с фрагментами лишайниковых и кустарничковых кедровостлаников. Таким образом, этот район характеризуется более высоким положением растительных поясов и широкой амплитудой произрастания сообществ кедрового стланика.

На верхней и нижней границах своего распространения кедровостланики тесно взаимодействуют с другими формациями и типами растительности. На высотах 300—500 м они могут входить в подлесок каменноберезовых, белоберезовых и лиственничных лесов, образуя ингрегации в понимании Б. А. Быкова (1960). При этом влияние древесного яруса на подчиненные ярусы гораздо слабее эдификаторного влияния кедрового стланика, поэтому сообщества стланика сохраняют целостность, их строение практически не изменяется. На высотах 900—1100 м кедровый стланик нередко образует комплексы с лишайни-

ТАБЛИЦА 4

Приуроченность сообществ кедрового стланика к высотным ступеням в различных районах Кроноцкого заповедника, выраженная через коэффициент коллигации

Высотные ступени, м над ур. м.	Геоботанические районы и подрайоны		
	Семячикско-Чажминский		Унано-Лиственничный
	Семячикско-Богачевский подрайон	подрайон Кроноцкого п-ова	
1—150	—	1.56	—
151—300	—	1.27	—
301—450	0.97	0.10	1.20
451—600	0.78	—	0.89
601—750	0.79	—	1.07
751—900	2.16	—	—
Свыше 900	0.92	—	5.95

ково-кустарничковыми тундрами. При этом кедровостланики произрастают небольшими куртинами или отдельными кустами высотой около 1 м, чередуясь с участками тундр.

Анализ размещения сообществ кедрового стланика в связи с экспозициями склонов показал менее четкую зависимость (табл. 5). Наиболее обычными для лишайниковых, зеленомошных и сфагновых сообществ являются континентальные склоны северо-западной, северной и западной экспозиций, на которых выпадает меньшее количество осадков. Здесь же могут произрастать и кустарничковые сообщества. Кустарниковые сообщества предпочитают океанические склоны южной, юго-восточной и восточной экспозиций с большим количеством осадков. На северо-восточных и юго-западных склонах чаще всего произрастают травяные и кустарничковые сообщества, могут также встречаться кустарниковые кедровостланики. Беднотравные сообщества не имеют четкой приуроченности и могут занимать как континентальные, так и океанические склоны.

Крутизна склонов также оказывает некоторое влияние на размещение сообществ формации: к слабопологим склонам (до 10°) приурочены беднотравные сообщества, к склонам средней крутизны (11—20°) — кустарниковые, а к крутым склонам приурочены лишайниковые и сфагновые сообщества. Кустарничковые сообщества могут встречаться на склонах различной крутизны (табл. 1). Зеленомошные, травяные и лишайниковые сообщества нередко произрастают на выровненных участках склонов.

ТАБЛИЦА 5

Связь сообществ кедрового стланика с экспозициями склонов

Экспозиции склонов	Классы ассоциаций кедровостлаников							Всего описаний
	зеленомошный	лишайниковый	травяной	беднотравный	сфагновый	кустарничковый	кустарниковый	
Ровно	$\frac{15}{1.10}$	$\frac{4}{1.16}$	$\frac{8}{1.36}$	4	2	7	12	52
Континентальные: С, СЗ, З	$\frac{13}{1.27}$	$\frac{4}{1.67}$	3	$\frac{4}{1.25}$	$\frac{4}{1.67}$	$\frac{7}{1.06}$	4	39
Нейтральные: СВ, ЮЗ	4	—	$\frac{2}{2.00}$	1	—	$\frac{5}{1.65}$	$\frac{6}{1.37}$	18
Океанические: Ю, ЮВ, В	5	1	3	$\frac{3}{1.25}$	2	5	$\frac{12}{1.62}$	31
Всего описаний	37	9	16	12	8	24	34	140

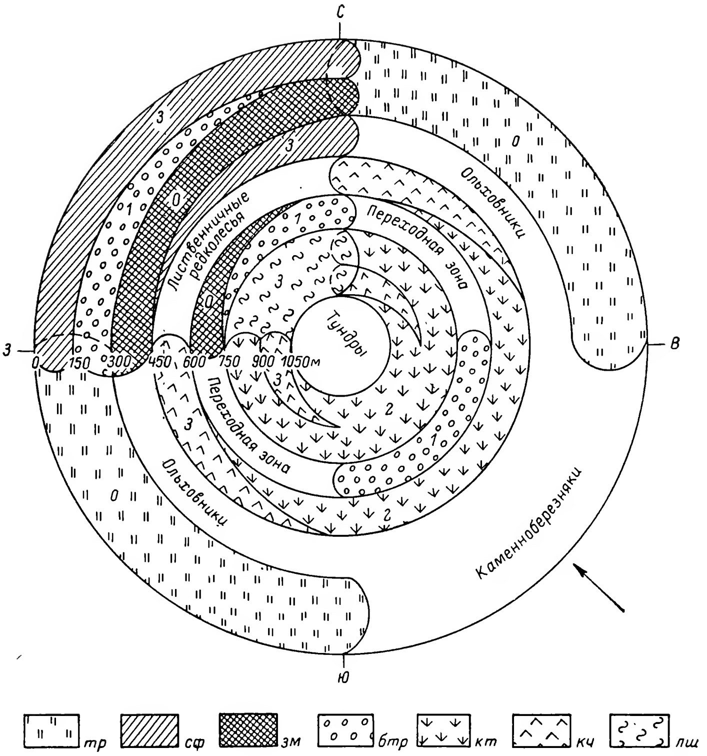


Схема орографических ареалов классов ассоциаций *Pinus pumila* в Кроноцком государственном заповеднике.

Кедровостланики: *тр* — травяные, *сф* — сфагновые, *зм* — зеленомошные, *бтр* — беднотравные, *кт* — кустарниковые, *кч* — кустарничковые, *лш* — лишайниковые. Индексы крутизны склона, градусы: 0 — ровно, *1* — 1—10, *2* — 11—20, *3* — 21—30 и более. *Стрелкой* показано направление муссонных ветров.

В итоге для каждого класса ассоциаций можно привести экологические формулы, показывающие наиболее вероятное его размещение по отношению к факторам рельефа (табл. 6). Такого рода формулы, в сжатой и наглядной форме отражающие экологические особенности изученных сообществ, демонстрируют достоинства информационно-логического метода (Дайнеко, Нешатаев, 1973).

ТАБЛИЦА 6

Экологические формулы классов ассоциаций кедрового стланика в Кроноцком заповеднике

Классы ассоциаций кедровостлаников	Факторы рельефа		
	высота над ур. м., м	позиция макросклона	крутизна склона, градусы
Травяные	0—150 (6.2)	Нейтральная (2.0)	ровно (1.3)
	151—300 (3.5)		
Сфагновые	0—150 (3.1)	Континентальная (1.7)	20—30 (3.6)
	301—450 (3.7)		
Зеленомошные	151—450 (1.4)	» (1.3)	ровно (1.3)
	601—750 (1.3)		
Беднотравные	151—300 (1.7)	» (1.25)	1—10 (1.6)
	601—750 (2.4)	Океаническая (1.25)	
Кустарниковые	451—600 (1.3)	» (1.6)	
	751—900 (1.6)	Нейтральная (1.4)	11—20 (2.6)
	Более 900 (1.5)		
Кустарничковые	451—600 (1.8)	» (1.6)	20—30 (1.7)
	Более 900 (2.2)		
Лишайниковые	751—900 (1.7)	Континентальная (1.7)	20—30 (2.0)
	Более 900 (2.0)		

Примечание. В скобках показаны значения коэффициента коллигации.

Обобщая проанализированные связи сообществ кедрового стланика с факторами рельефа в пределах всей территории заповедника, можно изобразить их в виде схемы, иллюстрирующей наиболее вероятные нахождения выделенных классов ассоциаций по трем изученным показателям (см. рисунок). Из схемы видно, что на склонах континентальной ориентации сообщества кедрового стланика могут встречаться на различных высотах, заходя в пояс горных тундр и внедряясь в подлесок лиственничных редколесий. На океанических склонах кедровостланики преимущественно занимают высоты с 450 м и выше, чередуясь с сообществами формации ольхового стланика, ниже преобладают каменноберезняки.

Таким образом, на территории Кроноцкого заповедника наиболее широко представлены кедровостланики зеленомошного и кустарникового классов ассоциаций, реже всего встречаются сфагновые сообщества. Фитоценозы формации распространены преимущественно в Семячикском и Кроноцком лесничествах заповедника (Семячикско-Чажминский геоботанический район), где они занимают значительные площади. В Озерно-Кроноцком лесничестве (Унано-Лиственничный геоботанический район) кедровостланики встречаются фрагментарно.

Результаты изучения сообществ кедрового стланика имеют большое значение при разработке их хозяйственной типологии, принципов охраны и рационального использования для народного хозяйства не только Камчатки, но и Восточной Сибири и всего Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА

Быков Б. А. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 1. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. 315 с. — *Дайнеко Е. К.*, *Нешатаев Ю. Н.* Анализ структуры почвенного и растительного покрова Казацкой степи Центрально-Черноземного заповедника им. В. В. Алехина. — В кн.: Структура почвенного покрова и методы ее изучения. М.: Наука, 1973, с. 170—188. — *Колесников Б. П.* Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1969. 107 с. — *Комаров В. Л.* Ботанический очерк Камчатки. — В кн.: Камчатский сборник. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 5—52. — *Котляров И. И.* Заросли кедрового стланика на Охотском побережье. — В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. — В кн.: Материалы V Всес. симпоз. «Биологич. пробл. Севера». Магадан, 1973, с. 208—214. — *Котляров И. И.* Строение, рост и продуктивность кедровостланиковых зарослей. Экспресс-информ. ЦБНТИлесхоз, сер. Лесоведение и лесоводство, вып. 28, 1977. 31 с. — *Липшиц С. Ю.*, *Ливеровский Ю. А.* Почвенно ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. — В кн.: Тр. Совета по изуч. производит. сил АН СССР, сер. Камчатская, вып. 4, 1937. 220 с. — *Моложников В. Н.* Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М.: Наука, 1975. 203 с. — *Нешатаева В. Ю.* Формация кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике на Камчатке. — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 8, с. 1059—1066. — *Нешатаева В. Ю.* Эколого-биологический анализ видового состава формации кедрового стланика в Кроноцком заповеднике на Камчатке. — Вестн. ЛГУ, 1983б, сер. биол., № 9, с. 53—63. — *Пивник С. А.* Эколого-биологические особенности кедрового стланика в основных растительных ассоциациях северо-западной части его ареала: Автореф. дис... . канд. биол. наук. Л., 1958. 16 с. — *Пузаченко Ю. Г.*, *Мошкин А. В.* Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях. Итоги науки. ВИНИТИ, сер. Медицинская география, 1969, вып. 3, с. 5—74. — *Справочник* по климату СССР, вып. 27, Камчатская обл. Л.: Гидрометеоиздат, ч. II. 1966. 184 с.; ч. IV. 1968. 211 с. — *Стариков Г. Ф.*, *Дьяконов П. Н.* Леса полуострова Камчатки. Изд. 2-е, перераб., Хабаровск: Кн. изд-во, 1954. 152 с. — *Тихомиров Б. А.* К происхождению ассоциаций кедрового стланика. — В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 491—537. — *Тихомиров Б. А.* Кедровый стланик, его биология и использование. — Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. бот., вып. 6 (14). М.: Изд-во МОИП, 1949. 105 с. — *Тихомиров Б. А.*, *Пивник С. А.* Кедровый стланик. Магадан: Магадан. кн. изд-во, 1961. 37 с. — *Тюлина Л. Н.* Лиственничные леса северо-восточной части побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта. — В кн.: Тр. БИН АН СССР, сер. III, Геоботаника, вып. 9, Л., 1954, с. 150—209. — *Hultén E.* The plant cover of Southern Kamtchatka. — Arkiv für Botanik, 1974, Bd 7, N 2—3, S. 181—257.

Ленинградский государственный университет,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 XII 1983.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.558

Н. Н. Цвелев

ТРИ НОВЫХ ВИДА РОДА *ERIOCAULON* (*ERIOCAULACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

N. N. TSVELEV. THREE NEW SPECIES OF THE GENUS *ERIOCAULON* (*ERIOCAULACEAE*) FROM THE FAR EAST

Описываются в качестве новых для науки 3 вида рода *Eriocaulon* с Дальнего Востока: *E. komarovii* — близкий к *E. chinorossicum*, *E. schischkinii* — близкий к *E. atrum* и *E. sachalinense*, *E. desulavii* — близкий к *E. tutidae* и *E. miquelianum* соответственно. Приводится таблица для определения 8 дальневосточных видов этого рода. Вид *E. robustius* отнесен в синонимы ранее описанного *E. chinorossicum*.

В связи с работой по составлению сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» мы просмотрели материал по роду шерстестебельник *Eriocaulon* L., хранящийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). В результате были выявлены 3 новых для науки вида этого рода, описания которых приводятся ниже. В последней сводке по флоре Дальнего Востока В. Н. Ворошилова (1982) указаны 6 видов рода *Eriocaulon*, однако название одного из них — *E. robustius* (Maxim.) Makino, описанного из Японии (лектотип: «Japan, Hakone, Sagami, 27 IX 1886, № 497, T. Makino» — LE), оказалось синонимом ранее описанного вида *E. chinorossicum* Kom.

Eriocaulon komarovii Tzvel. sp. nov. — *E. robustius* auct. fl. URSS, non (Maxim.) Makino. — Planta annua, 10—25 cm alt.; folia 3—8 (10) mm lt. Inflorescentiae semiglobosae, 3—5 mm in diam., 20—50-florae, dilute fuscae; involucri phylla 1.3—1.6 mm lg., late ovata vel late elliptica, apice rotundata, floribus subaequalia, sed inflorescentia multo breviora; receptaculum elongate conicum, pilosum; bracteae glabrae, obtusae; sepala in spatham antice fissam apice trilobulatam glabram vel subglabram 1.3—1.6 mm lg. connata; florum femineorum petala 3, libera, spathulata, albida, glabra vel subglabra; ovarium triloculare; stigmata 3; flores masculi staminibus 6; antherae nigrae.

Typus: Oriens Extremus, lacus Chanka, in viciniis pag. Troizkoe, ostium fl. Situche, in arenosis ad aquam, 4 VIII 1909, A. et M. Czerski (LE, cum isotypo).

Affinitas. Haec species speciei *E. chinorossicum* Kom. proxima, sed foliis vulgo latioribus (3—10, non 0.5—4 mm lt.), inflorescentiis magis multifloris (20—50-, non 2—25-floris), receptaculo piloso (non glabro), involucri phyllis et floribus femineis minoribus (1.3—1.6, non 1.7—2.2 mm lg.), petalis glabris vel subglabris (non intus pilosis) differt.

Habitat in ripis arenosis et glareosis in systemate lacus Chanka et fluminis Amur in fluxu medio.

Однолетнее растение 10—25 см выс.; листья 3—8 (10) мм шир. Соцветия полушаровидные, 3—5 мм в диам., с 20—50 цветками, светло-бурые; листочки обертки 1.3—1.6 мм дл., широкояйцевидные или широкоэллиптические, на верхушке закругленные, равные по длине цветкам, но значительно короче соцветий; цветоложе удлиненно-коническое, волосистое; прицветники голые, тупые; чашелистики сросшиеся друг с другом в расщепленное спереди, на верхушке трехлопастное, голое или почти голое покрывало 1.3—1.6 мм дл.; лепестки пестичных цветков в числе 3, свободные, лопатчатые, беловатые, голые или почти голые; завязь трехгнездная; рылец 3; тычиночные цветки с 6 тычинками; пыльники черные.

Тип: Дальний Восток, оз. Ханка, в окр. с. Троицкого, устье р. Ситухе, на песке у воды, 4 VIII 1909, А. и М. Черские (LE, с изотипом).

Паратипы (paratypi). Западный берег оз. Ханка при впадении р. Сианхе, с. Троицкое, 19 VIII 1913, № 765, Н. Шипчинский; песчаный берег Ханки к югу от с. Астраханка, 15 IX 1924, Е. Алисова; южный берег Ханки в 7 верстах от с. Сиваковка, 31 VIII 1926, Г. Мельвиль; левый берег р. Сантахезы в 4 км к востоку от Ханки, 18 VIII 1928, А. Вазингер-Алектерова; Гродековский р-н, рисовые поля по р. Соплюхе, 21 VIII 1928, она же; илистые берега заливов оз. Ханка у с. Камень-Рыболов, 20 VIII 1928, И. Шишкин; берег оз. Ханка у с. Ново-Николаевка, 31 VIII 1929, он же; Черниговский р-н, близ с. Меркушевка, в долине р. Дмитровки, 21 VIII 1929, № 46, И. Кузнецов; Амурская обл., по колесной дороге между Благовещенском и Хабаровском между станциями Петровской и Луговой, 26 VIII 1909, № 750, Б. Федченко.

Родство. Этот вид наиболее близок виду *E. chinorossicum*, но отличается от него обычно более широкими (3—10, а не 0.5—4 мм шир.) листьями, более многоцветковыми (с 20—50, а не 2—25 цветками) соцветиями, волосистым (а не голым) цветоложем, более мелкими (1.3—1.6, а не 1.7—2.2 мм дл.) листочками обертки и пестичными цветками, голыми или почти голыми лепестками.

Обитает на песчаных и галечниковых берегах водоемов в бассейне оз. Ханка и среднего течения Амура.

E. komarovii, названный нами в честь выдающегося ботаника, исследователя флоры Дальнего Востока В. Л. Комарова, прежде был известен в СССР под названием *E. robustius* (Maxim.) Makino, а во «Флоре СССР» (Штейнберг, 1935 : 497) даже указано, что этот последний вид описан с оз. Ханка. Между тем базионим *E. robustius* — *E. alpestre* Hook. fil. et Thoms. ex Miq. var. *robustius* Maxim. — описан по экземплярам из 5 местонахождений в Японии, и эти экземпляры вполне тождественны с экземплярами ранее описанного вида *E. chinorossicum*, за синоним которого и следует принимать *E. robustius*. *E. komarovii* и *E. chinorossicum* настолько сходны, что первый из них можно было бы принять за более крупную и более многоцветковую форму второго вида. Однако цветки и листочки обертки у *E. komarovii* не крупнее, а, напротив, мельче, чем у *E. chinorossicum*, что в сочетании с некоторыми другими отличиями позволяет принять его за самостоятельный вид, по-видимому, эндемичный для бассейнов оз. Ханка и среднего Амура. *E. chinorossicum* за пределами СССР распространен значительно более широко, а на Дальнем Востоке особенно характерен для болот и болотистых лугов близ морского побережья.

Eriocaulon schischkinii Tzvel. sp. nov. — Planta annua, 5—15 cm alt.; folia 0.6—3 mm lt. Inflorescentiae hypocrateriformes, 2—3.5 mm in diam., 3—10-florae, atrofuscae; involucri phylla 1.4—1.7 mm lg, late elliptica, apice rotundata, floribus subaequalia; receptaculum sparse pilosum; bracteae glabrae, obtusae, nigrofuscae; flores feminei difformes: in floribus alteris-sepala in spatham antice fissam apice bilobulatum glabram connata, petala 3; in alteris-sepala 2, libera, petala 2; ovarium 2-, rarius 3-loculare; stigmata 2, rarius 3; flores masculi staminibus 3—6; antherae nigrae.

Typus: Oriens Extremus, montes Sichote-Alinj borealis, in valle fl. Botcza, in palude muscosa, 5 VIII 1924, № 471, I. Schischkin (LE, cum 3 isotypis).

Affinitas. A specie proxima — *E. sachalinense* Miyabe et Nakai floribus femineis difformibus et phyllis involucri lucidioribus, a specie alia — *E. atrum* Nakai — floribus femineis difformibus et ovario vulgo biloculari differt.

Habitat in paludibus in montibus Sichote-Alinj borealis.

Однолетнее растение 5—15 см выс.; листья 0.6—3 мм шир. Соцветия чашевидные, 2—3.5 мм в диам., с 3—10 цветками, темно-бурые; листочки обертки 1.4—1.7 мм дл., широкоэллиптические, на верхушке закругленные, почти равные по длине цветкам; цветоложе рассеянно-волосистое; прицветники голые, тупые, черно-буроватые; женские цветки в одном и том же соцветии двух родов: в одних цветках чашелистики сросшиеся друг с другом в голое, на верхушке двулопастное, спереди расщепленное покрывало, лепестков 3; в других — 2 свободных чашелистика и 2 лепестка; завязь двух-, реже трехгнездная; рылец 2, редко 3; тычиночные цветки с 3—6 тычинками; пыльники черные.

Тип: Дальний Восток, горы северного Сихотэ-Алиня, в долине р. Ботчи, на моховом болоте, 5 VIII 1924, № 471, И. Шишкин (LE, с 3 изотипами).

Паратип (paratypus): Хабаровский край, Ульчский р-н, урочище Марковского, ситнико-сфагновое болото, 23 VIII 1970, В. Шага (НВА).

Родство. От наиболее близкого вида — *E. sachalinense* Miyabe et Nakai отличается женскими цветками двоякого строения и более светлыми листочками обертки, от другого вида — *E. atrum* Nakai — женскими цветками двоякого строения и завязью обычно с 2 гнездами.

Обитает на болотах в горах северного Сихотэ-Алиня.

Назван в честь первого коллектора — известного дальневосточного ботаника И. К. Шишкина. Занимает как бы промежуточное положение между видами *E. sachalinense* и *E. atrum*, но у первого из этих видов все пестичные цветки имеют 2 свободных чашелистика, 2 лепестка и завязь с 2 гнездами, а у второго все они с покрывалообразной, на верхушке трехлопастной чашечкой, 3 лепестками и трехгнездной завязью. *E. sachalinense* пока известен только с Сахалина по двум экземплярам: типовому и из Охинского р-на, пос. Москальво, июль 1930, Т. Нечаева (LE). Очень близкий к *E. chinorossicum* (отличается от него только более темными, обычно черно-бурыми соцветиями) вид *E. atrum* уже указывался для Южных Курил (Ворошилов, 1982 : 142), но встречается также на Южном Сахалине («Корсаковский р-н, оз. Вавайское, 5 X 1980, А. Нечаев» — НВА) и на Сихотэ-Алине («Тернейский р-н, близ пос. Светлая, пойменное болото, 9 IX 1967, А. Хохряков» — НВА). *E. chinorossicum* может быть принят за подвид *E. atrum*, замещающий его в более южных, преимущественно приморских районах, а *E. schischkinii* и *E. sachalinense* замещают *E. atrum* еще севернее и выше в горах: один — в континентальной Азии, а другой — на Сахалине.

Eriocaulon desulavii Tzvel. sp. nov. — Planta annua, 6—25 cm alt.; folia 0.5—4 мм lt. Inflorescentiae hypocrateriformes, 3—12 mm in diam., 6—15 (20)-florae, dilute fuscae; involucri phylla in numero 5—8, 5—8 mm lg., lanceolata, acuta, floribus duplo longiora, receptaculum sparse pilosum; bracteae glabrae, dilute fuscae, acutiusculae, floribus vix longiores; sepala in spatham antice fissam, apice trilobulatum et plus minusve papillifera connata; florum femineorum petala 3, spathulata, albida, sat longe pilosa et apice papillifera, lateralia paulo breviora; ovarium biloculare; stigmata 2; flores masculi staminibus 3—6; antherae nigrae.

Typus: Oriens Extremus; insula Rossica in viciniis urb. Vladivostok, in pratis paludosis, 27 VIII 1922, № 118, N. Desulavi (LE).

Affinitas. A specie proxima — *E. tutidae* Satake habitu (prope basin sine internodiis elongatis) et calyce spathiformi intus vix pilosa (non dense pilosa), a speciebus aliis: *E. miquelianum* Koern., *E. hondoense* Satake, *E. satakeanum* Tatew. et Ito, *E. tenuissimum* Nakai ovario biloculari cum stigmatis 2 differt.

Habitat in paludibus et pratis paludosis prope litora maris.

Однолетнее растение 6—25 см выс.; листья 0.5—4 мм шир. Соцветия чашевидные, 3—12 мм в диам., 6—15 (20)-цветковые, светло-бурые; листочки обертки в числе 5—8, 5—8 мм дл., ланцетные, острые, вдвое длиннее цветков; цветоложе рассеянно-волосистое; прицветники голые, светло-бурые, островатые, едва длиннее цветков; чашелистики сросшиеся друг с другом в расщепленное спереди, на верхушке трехлопастное и более или менее покрытое сосочками покрывало; лепестки пестичных цветков в числе 3, лопатчатые, беловатые, довольно длинно волосистые и на верхушке покрытые сосочками, боковые немного более короткие; завязь двухгнездная, рылец 2; тычиночные цветки с 3—6 тычинками; пыльники черные.

Тип: Дальний Восток, о. Русский в окр. Владивостока, на болотистых лугах, 27 VIII 1922, № 118, Н. Десулави (LE).

Паратипы (paratypi). Окр. с. Василькового Ольгинского р-на, берег моря, между кочками травяноосокового болота, 12 VIII 1930, № 951, И. Шишкин; Южный Сихотэ-Алинь, хр. Тачинчжан, бухта Красная Заря, берега приморского озера, 1 IX 1936, Б. Колесников.

Родство. От наиболее близкого вида — *E. tutidae* Satake — отличается общим обликом (у основания без удлиненных междоузлий) и слабоволосистой (не густоволосистой) покрывалообразной чашечкой, от других видов: *E. miquelianum* Koern., *E. hondoense* Satake, *E. satakeanum* Tatew. et Ito, *E. tenuissimum* Nakai — двухгнездной завязью с 2 рыльцами.

Обитает на болотах и болотистых лугах близ морского побережья.

Экземпляры этого вида, названного нами в честь его первого коллектора — известного дальневосточного ботаника Н. А. Десулави, прежде относились к широко распространенному на Дальнем Востоке виду *E. decemflorum* Maxim., от которого они легко отличаются более длинными и длиннозаостренными листочками обертки, а также покрывалообразной чашечкой и 3 (а не 2) лепестками пестичных цветков. *E. desulavii* значительно более близок к большой группе японо-китайских видов, примыкающих к *E. miquelianum* Koern. (все они имеют длинные ланцетные листочки обертки), однако для всех них указывается всегда трехгнездная завязь с 3 рыльцами (Ohwi, 1965). Лишь у относительно недавно описанного из Японии *E. tutidae* Satake (1974 : 183) приводится обычно двухгнездная завязь с 2 рыльцами, но, судя по оригинальному диагнозу, у него имеются удлиненные междоузлия у основания растения и более густоволосистые с внутренней стороны покрывалообразные чашечки.

В заключение приводим краткую таблицу для определения 8 дальневосточных видов рода *Eriocaulon*. При этом следует отметить, что известный пока только по типовому экземпляру с северо-восточного берега оз. Ханка без точного указания местонахождения *E. ussuriense* Koern. ex Regel, возможно, описан с пограничной территории Китая и в СССР не встречается.

1. Листочки обертки соцветий от продолговатых до ланцетных, на верхушке островатые или острые, в 1.5—2 раза длиннее цветков; завязь двухгнездная, с 2 рыльцами . . . . 2.

+ Листочки обертки соцветий от почти округлых до продолговатых, на верхушке закругленные, почти равные по длине цветкам; завязь двух- или трехгнездная, с 2—3 рыльцами . . . . 3.

2. Листочки обертки ланцетные, острые, в 2 раза длиннее цветков; чашелистики сросшиеся в расщепленное спереди покрывало; пестичные цветки с 3 лепестками . . . . *E. desulavii* Tzvel.

+ Листочки обертки продолговатые или продолговато-ланцетные, островатые, обычно в 1.5 раза длиннее цветков; чашечка из 2 свободных чашелистиков; пестичные цветки с 2 лепестками . . . . *E. decemflorum* Maxim.

3. Прицветники и чашечка светло-бурые; лепестков и рылец в пестичных цветках по 3; соцветия обычно полушаровидные, с 2—50 цветками . . . . . . 4.

+ Прицветники и чашечка черно-бурые, лепестков и рылец в пестичных цветках 2 или 3; соцветия обычно чашевидные, с 2—15 цветками . . . . . 6.

4. Чашечка из 3 свободных чашелистиков; соцветия с 10—30 цветками; цветоложе голое или почти голое . . . . *E. ussuriense* Koern. ex Regel

+ Чашелистики сросшиеся в расщепленное спереди покрывало . . . . 5.

5. Соцветия с 20—50 цветками; листочки обертки и покрывалообразные чашечки 1.3—1.6 мм дл.; лепестки пестичных цветков голые или почти голые; листочки обертки значительно короче всего соцветия; цветоложе волосистое . . . . *E. komarovii* Tzvel.

+ Соцветия с 2—25 цветками; листочки обертки и покрывалообразные чашечки обычно 1.7—2.2 мм дл. (лишь у карликовых экземпляров с 2—6 цветками в соцветиях они могут быть более короткими); лепестки пестичных цветков с внутренней стороны довольно густо волосистые; листочки обертки едва короче всего соцветия или равны ему по длине; цветоложе голое . . . . *E. chinorossicum* Kom.

6. Чашелистики сросшиеся в расщепленное спереди, на верхушке трехлопастное покрывало; лепестков и рылец в пестичных цветках всегда 3 . . . . *E. atrum* Nakai

+ Чашечка у всех пестичных цветков соцветия или лишь части из 2 свободных чашелистиков; лепестков во всех пестичных цветках или лишь части их 2; гнезд завязи и рылец обычно 2, редко 3 . . . . 7.

7. Чашечка у части пестичных цветков одного и того же соцветия из 2 свободных чашелистиков (тогда и лепестков 2), у другой части пестичных цветков — из чашелистиков, сросшихся в расщепленное спереди, на верхушке двухлопастное покрывало (тогда лепестков 3); гнезд завязи и рылец обычно 2, реже 3; листочки обертки светло-бурые . . . . . . *E. schischkinii* Tzvel.

+ Чашечка всех пестичных цветков из 2 свободных чашелистиков; лепестков в пестичных цветках 2; гнезд завязи и рылец 2; листочки обертки в верхней половине темно-бурые . . . . *E. sachalinense* Miyabe et Nakai

ЛИТЕРАТУРА

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Штейнберг Е. И.* *Eriocaulaceae.* — В кн.: Флора СССР, т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 494—498. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington Inst., 1965. 1066 p. — *Satake Y.* A new species of *Eriocaulon.* — J. Jap. Bot., 1974, vol. 49, N 4, p. 180—183.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Поступило 6 IX 1984.

УДК 005 : 582.738

Бот. журн., т. 70, № 3

Б. А. Юрцев

КОНСПЕКТ СИСТЕМЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ СЕКЦИИ *ARCTOBIA* РОДА *OXYTROPIS* (*FABACEAE*)

B. A. YURTSEV. THE CONSPECTUS OF THE SYSTEM AND NEW TAXA OF THE SECTION *ARCTOBIA* OF THE GENUS *OXYTROPIS* (*FABACEAE*)

Приводится впервые система аркто-альпийской амфиберингийской секции *Arctobia* рода *Oxytropis* с латинскими диагнозами 4 новых подсекций и двух рядов, перечислением ныне известных 17 видов (один — с двумя подвидами). Дано описание нового вида *O. susumanica* из верховий Колымы.

Обработка автором рода *Oxytropis* DC. для IX выпуска «Арктической флоры СССР» (ч. 2) привела к необходимости ревизии секции *Arctobia* Bunge в ее расширенном понимании, предложенном A. Barneby (1963), т. е. с включением секции *Caeciabia* Bunge, отдельные подразделения которой тесно связаны с разными подразделениями секции *Arctobia* (Юрцев, 1979). В результате ревизии секция разделена на 5 подсекций, самая крупная типовая подсекция — *Arctobia* — на 3 ряда; впрочем в остальных — олиготипных — подсекциях значительная часть видов по своей обособленности могла бы также трактоваться в качестве монотипных рядов. Описанный из Забайкалья (хр. Кодар) *O. kodarensis* Jurtz. et Malysch., по признаку развитой ножки внутри боба причисляемый к секции *Caeciabia*, по совокупности остальных признаков принадлежит секции *Orobia* Bunge (родству *O. alpicola* Turcz.). Известный пока только из района среднего течения Индигирки *O. czerskii* Jurtz. также не включен здесь в секцию *Arctobia* из-за серьезных отличий в строении лодочки и других признаках от остальных представителей секции; включение его привело бы к необходимости выделить еще одну (шестую) подсекцию.

Ниже приводятся латинские описания подсекций и рядов (на русском языке — лишь типовых) с указанием типового вида; представители каждого надвидового таксона перечисляются с краткими сведениями об их распространении и экологии. Более широкое обсуждение приведенных данных с выводами о происхождении и дифференциации группы на фоне природной истории Мегаберингии публикуется отдельно (Юрцев, 1985).

Subsect. 1. Kamtschaticae Jurtz. subsect. nov. — Plantae subhumiles, repentes, caespitosae, glareas inundatas et declivia glareosa mobilia regionum subarcticorum subalpinorumque habitantes. Foliola modice plurijuga. Stipulae sicut bracteae magnae, latae, plurinerves, albopubescentes. Scapi quam folia breviores, fructiferi prostrati. Legumina ellipsoideo-cylindrica, subbilocularia, brevistipitata vel subsessilia, dissepimento ventrali lato, dorsali nullo, secundum suturam totam ventralem late dehiscentia, caduca.

Typus: *Oxytropis kamtschatica* Hult.

1) *O. kamtschatica* Hult. (Камчатка: вулканы Авачинский, Корякский, Шивелуч, Толбачик, Ключевский, Кроноцкий заповедник, о. Карагинский, южная часть Корякского нагорья; 2n=16); 2) *O. sublongipes* Jurtz. (бассейн Анадыря: долина р. Майн в среднем и верхнем течении).

Subsect. 2. Revolutae Jurtz. subsect. nov. — Legumina ellipsoidea, longissime stipitata, stipite quam calyx multo longiore, rigido, sicut scapi suberecti, persistentia. Stipulae sicut bracteae latae, saepius obtusatae.

Typus: *O. revoluta* Ledeb.

1) *O. exserta* Jurtz. (*O. longipes* Fisch. ex Bunge, 1874, non Bunge, 1848) (галечники рек северной части Охотского побережья и района Охотско-Колымского водораздела, бассейна Омолона — на север до гольцово-таежных районов верховий Анадыря; п-ов Камчатка, особенно внутренние районы, где, кроме пойменных галечников лесного пояса, растет на зарастающих щебнистых склонах, поднимаясь до альпийского пояса; 2n=16); 2) *O. revoluta* Ledeb. (Камчатка, южная часть Корякского нагорья, по побережью до оз. Пекульнейского, о. Карагинский, Северные Курилы (о. Парамушир); один пункт в северной части Охотского побережья (р. Хеначан); в южной части ареала характерен для альпийского и субальпийского поясов и для тундроподобных сообществ побережья; растет на зарастающих щебнистых склонах, в травяно-кустарничковых щебнистых и нивальных тундрах, реже — на приречных и приморских галечниках; 2n=16).

По степени обособленности оба вида могли бы трактоваться как два монотипных ряда, представляющие вкупе самостоятельную, очевидно, тупиковую ветвь эволюции секции.

Подсекц. 3. *Arctobia* (=sect. *Arctobia* Bunge s. str.). — Миниатюрные короткоползучие, плотнодернистые или подушковидные растения сухих щебнистых вершин и склонов арктических и высокогорных территорий. Листочки листьев обычно малопарные. Прилистники большей частью бело- и черноопушенные. Бобы, как у видов подсекции *Kamtschaticae*.

Тип: *O. arctobia* Bunge.

К подсекции относятся три ряда.

Series 1. Nigrescentes Jurtz. ser. nov. — Plantae breviter repentes, plerumque laxe caespitosae, prostratae. Caudicularum internodia elongata quam abbreviata, saepius tenuiora. Scapi fructiferi prostrati.

Typus: *O. nigrescens* (Pall.) Fisch.

1) *O. nigrescens* (Pall.) Fisch. (арктические, обычно гористые и высокогорно-субарктические территории Восточной Сибири от низовий Енисея до бассейна Алазеи и левобережья Колымы в верхнем течении; высокогорья бассейна Алдана; изолированно — в хр. Удокан (Становое нагорье); 2n=16); 2) *O. pumilio* (Pall.) Fisch. (высокогорья Камчатки, Северных и Средних Курил; сходные формы редко отмечаются в горах Охотского побережья; 2n=16; типические — северокурильские — популяции выделяются очень крупными цветками); 3) *O. czukotica* Jurtz. (арктические, обычно гористые и высокогорно-субарктические территории крайнего северо-востока Азии, на запад до бассейна р. Чукочьей и правобережья верхнего течения Колымы; из Корякского нагорья заходит в горы Северной Камчатки; одно местонахождение известно на побережье Северо-Западной Аляски; характерен для кислых горных пород; 2n=32).

Series 2. Bryophilae Jurtz. ser. nov. — Plantae saepius dense caespitosae, caudiculis brevioribus congestis ascendentibus, reliquiis fuscis stipularum glabratarum et petiolorum arcuatostrictorum tenuium imbricate tectis. Scapi fructiferi elongati prostratique.

Typus: *O. bryophila* (Greene) Jurtz.

1) *O. bryophila* (Green.) Jurtz. (высокогорья Аляски и Юкона, на север до хр. Брукса и его отрогов; острова северной части Берингова моря; оз. Коолень на востоке Чукотского п-ова; характерен для кислых горных пород; 2n=? 16 и 32); 2) *O. glaberrima* Hult. (своеобразная популяция из западно-центральной части хр. Брукса, близкая к предыдущему таксону, но полностью лишенная опушения); 3) *O. kokrinensis* Pors. (Кокринские горы в среднем течении Юкона; западная часть хр. Брукса; 2n=16; по своей обособленности этот вид может быть выделен в монотипный ряд: более густое опушение листьев и прилистников, кирпично-красная окраска старых прилистников, всегда хорошо развитая ножка боба внутри чашечки; симпатричен с *O. bryophila*).

Ряд (sect.) 3. Arctobiae. — Растения оттопыренно или прижато мягко или густо белоопушенные, выпукло-подушковидные, с целиком сохраняющимися в течение нескольких лет короткоперистыми листьями; стрелки слабо удлиняются при плодоношении, бобы большей частью торчащие.

Тип: *O. arctobia* Bunge.

1) *O. gorodkovii* Jurtz. (*Astragalus pygmaeus* Pall., *Oxytropis nigrescens* subsp. *pygmaea* (Pall.) Hult., non *O. pygmaea* Tausch) (о. Врангеля, Чукотский п-ов, острова Аракамчечен, Итыгран, Св. Лаврентия, западное и северо-западное побережья Аляски — приводится для северо-восточного; сухие щебнистые тундры на выходах карбонатных пород, 2n=16, реже 32 — популяция побережий залива Лаврентия); 2) *Oxytropis arctobia* Bunge: 2a. subsp. *arctobia* (Канадский Арктический архипелаг и материковые арктические районы Центральной Канады; известняки), 2b. subsp. *subarctobia* Jurtz. (север Скалистых гор в юго-восточной части провинции Юкон и соседних частях провинции Британская Колумбия, альпийский пояс, на карбонатных и других горных породах).

Subsect. 4. Podocarpae surtz. subsect. nov. — Habitu et habitationibus speciebus subsectionis Arctobia (seriei Bryophilae maxime) plus minusve similes, sed leguminibus brevioribus amplioribusque, plus minusve inflatis, saepius ovali—obovoideis, sessilibus vel haud longe stipitatis, dissepimento ventrali angustissimo, ab eis differunt. Stipulae albopubescentes. Scapi fructiferi prostrati.

Typus: *O. podocarpa* A. Gray.

1) **O. susumanica Jurtz. sp. nov.** — A speciei affini *O. nigrescensi* (Pall.) Fisch. fructibus ovoideis, multo minoribus, ca. 1 cm lg., dissepimento ventrali angustissimo, scapis fructiferis quam folia vix brevioribus, stipulis albopubescentibus, foliolis 9—13 in folio quovis facile distinguitur. Ab affinibus *O. podocarpa* A. Gray et *O. huddelsonii* Pors. scapis saepius 3-floris, bracteis anguste lanceolatis longioribus et ceteris differt. Planta laxe pulvinata, pubescentia alba praevalente nigra inconspicua. E loco unico cognita.

Typus: Regio Magadanensis, distr. Susumanicus, in cucumine montis prope vallem fl. Malyk-Sien, in tundra glareosa, 26 VII 1971, fr. immat., A. Tischkov, E. Pospelova (LE).

2) *O. huddelsonii* Pors. (высокогорья Юконского плато и более южных хребтов в бассейнах среднего и верхнего течений Юкона и Тананы; морозобойные трещины, солифлюкционные грунты в привершинной части гор; 2n=16); 3) *O. podocarpa* A. Gray (Скалистые горы, в основном к югу от интенсивно оледеневавшей области — скалистые гребни и сухие задернованные склоны гор в альпийском поясе; острова и оба побережья Гудзонова залива на юго-востоке канадской Арктики: Баффинова земля, п-ов Лабрадор; 2n=16).

Subsect. 5. Mertensianae Jurtz. subsect. nov. — Plantae glabrescentes, breviter repentes, tundras humidas maculosas incolentes, caudiculis radicantibus. Scapi suberecti, sicut legumina persistentes. Legumina elongato-ovoidea, erecta, rigescentia, subuniloculata, sub apice dehiscentia, sessilia brevistipitatave.

Typus: *O. mertensiana* Turcz.

1) *O. scammaniana* Hult. (центральная часть хр. Брукса; высокогорья в среднем и верхнем течениях Юкона и Тананы; изолированно — в горах Макензи); *O. mertensiana* Turcz. (Полярный Урал; внутренние гористые районы Таймыра, плато Путорана, кряж Чекановского, Хараулахские горы, крайне спорадически — в высокогорьях Верхояно-Колымской горной страны на юго-восток до Ольского плато; Анюйское, Анадырское и Чукотское нагорья, Усть-

Бельские горы, о. Врангеля, горы п-ова Сьюард, хр. Брукса, высокогорья Юконского плато, 1 пункт в хр. Аляскинском).

Резкая морфологическая взаимная обособленность обоих видов позволяет относить их к разным монотипным рядам, причем связующим звеном с представителями остальных подсекций (в первую очередь подсекции *Arctobia*), безусловно, является *O. scammaniana* с 5—9 сочлененными листочками на каждом листе.

ЛИТЕРАТУРА

Юрцев Б. А Два новых вида рода *Oxytropis* (секция *Caeciabia* Bunge) с северо-востока Азии. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1979, т. 84, вып. 1, с. 99—105. — *Юрцев Б. А.* Дифференциация видов секции *Arctobia* в Мегаберингии рода *Oxytropis* — В кн.: Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1985. — *Barneby R. C.* Notes on *Oxytropis.* — Leaf. West. Bot., 1963, vol. 10, N 2, p. 21—24.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 V 1984.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 582.565.2 (47+57)

М. Г. Пименов, Р. И. Коркишко, Е. В. Клюйков

НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР РОД *STREPTOLIRION* (*COMMELINACEAE*)

M. G. PIMENOV, R. I. KORKISHKO, E. V. KLUYKOV.
A NEW GENUS FOR THE FLORA OF THE USSR *STREPTOLIRION* (*COMMELINACEAE*)

В Южном Приморье найден новый для флоры СССР род *Streptolirion* из сем. *Commelinaceae.* Дается описание этого рода и вида *S. volubile*, приводятся сведения о его распространении за пределами СССР и родственных связях.

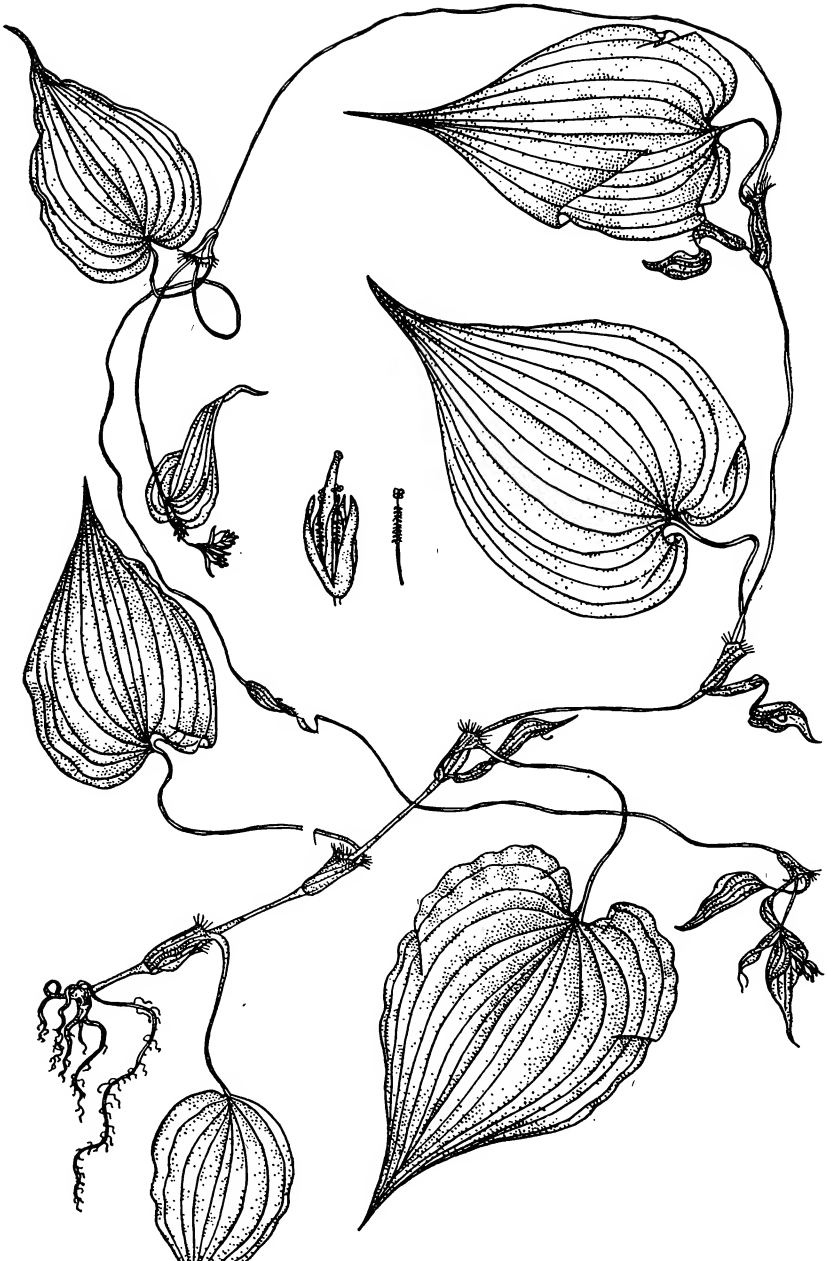
Во флоре Хасанского р-на Приморского края постоянно, в том числе и в последние годы, находят новые для флоры СССР таксоны, обычно известные из прилегающих частей п-ова Корея и Китая. С одной стороны, это неудивительно, если учитывать географическое положение этой части Приморья, но с другой — каждая новая находка свидетельствует о неполноте наших знаний о видовом составе этой, казалось бы, хорошо изученной территории. Обычно новонайденные виды на территории Хасанского р-на узколокализованы.

В этом отношении не составляет исключения и наша новая находка, сделанная в августе 1983 г., — обнаружение в районе пос. Овчинниково, у вершины сопки Скалистой нового для флоры СССР вида из сем. *Commelinaceae* — *Streptolirion volubile* Edgew. Этот вид принадлежит к роду, до сих пор не указывавшемуся для территории СССР, и его находка свидетельствует о флористических связях Южного Приморья не только с Северо-Восточным Китаем и п-овом Корея, но и с более южными частями Восточной Азии. Поскольку род и вид не приводились в отечественной литературе, мы сочли целесообразным дать основную синонимику и краткое описание этого весьма интересного растения, составленное как по материалам литературных данных, так и по собственным и другим гербарным сборам.

Streptolirion Edgew. 1845, Proc. Linn. Soc. London, 1 : 254; idem, 1846, Trans. Linn. Soc. (London) 20 : 90, tab. 2.

Тип: *S. volubile* Edgew.

Род насчитывает 4—5 видов, причем самым распространенным (от Гималаев до Южного Приморья) является типовой вид *S. volubile.* В соответствии с традиционной классификацией (Schönland, 1888) этот род принадлежит к трибе *Tradescantieae* и довольно далек в таксономическом отношении от других распространенных в СССР (тоже только на Дальнем Востоке) родов *Commelina* L. и *Aneilema* R. Br. Согласно более современным представлениям (Pichon, 1946; Forman, 1962; Brenan, 1966), род *Streptolirion* образует вместе с близкими родами — *Spatholirion* Ridl и *Aëtheolirion* Forman — особую трибу *Streptolirioneae* сем. *Commelinaceae.* По всей видимости, другие виды рода *Streptolirion* (*S. longifolium* Gagnep., *S. ducloxii* Lévl. et Vaniot, *S. elegans* Cherfils, *S. mairei* Lévl.) близки к типовому виду. Большинство их распространено в южной части Китая, тогда как в Индии, Индокитае, Северном Китае, Японии и на п-ове Корея встречается только по одному виду, и даваемое ниже описание вида *S. volubile* в значительной степени характеризует и род не только потому, что этот вид типовой, но и потому, что отделить видовые и родовые признаки при отсутствии доступного гербарного материала по другим видам мы не имели возможности.



Streptolirion volubile (рис. Н. Н. Качуры по экз.: Приморский край, Хасанский р-н, сопка Скалистая, 22 VIII 1983, № 249, М. Г. Пименов, Р. И. Коркишко, Е. В. Клюйков, VLAD).

S. volubile Edgew. 1845, l. c. : 254; idem, 1846, l. c. : 90, tab. 2; Hooker fil. 1892, Fl. Brit. India, 6 : 389; Forbes and Hemsley, 1888, J. Linn. Soc. London, 26 : 159; Комаров, 1901, Тр. Петерб. бот. сада, 20 (Фл. Маньчжур. 1) : 421; Mori, 1922, Enum. Pl. Corea : 81; Nakai, 1952, Syn. Sk. Kor. Fl. : 127; Ohwi, 1965, Fl. Jap. : 270; Kitagawa, 1979, Neo-Lineam. Fl. Mansh. : 160.

Тип: Индия («Hab. Himala, ad alt. ped. 6000—7000′. In valle fluminis Dhawli, super herbas scandens. Tapuban et Lat. P. Edgeworth») (K?).

Однолетнее травянистое вьющееся растение. Стебли тонкие, 50—70 см дл., ребристые, почти голые или опушенные преимущественно в средней части вниз прижатыми волосками, в основании в узлах укореняющиеся, ветвящиеся. Листья длинночерешковые, тонкие, с хорошо заметными дуговидными жилками. Черешки голые или опушенные, до 6 см дл., в основании расширенные в трубчатое, до 1.4 см дл., замкнутое, на верхушке усеченное реснитчатое влагалище. Пластинки нижних стеблевых листьев широкоовальные, с округлым основанием, до 3 см дл.; пластинки средних стеблевых листьев более крупные, 5—8 см дл., 4—6 см шир., яйцевидно-сердцевидные, на верхушке заостренные, снизу обычно голые, сверху опушенные редкими длинными волосками и более густыми короткими шипиками, по краю реснитчатые; верхние стеблевые листья сходны со средними, но более мелкие. Примерно над пятым листом стебель заканчивается короткой веточкой, частным соцветием (завитком), несущей приближенный к цветкам сидячий кроющий лист, сходный по форме со стеблевыми, но более мелкий. Верхняя боковая ветвь длинная, выходит из короткой влагалищной трубки листа, остальные боковые веточки обычно прорывают влагалищную трубку. Цветки беловатые, 5—6 мм дл., на коротких, до 2—3 мм дл., ножках, собраны по 2—3 в завитки, расположенные как на верхушке стебля, так и в пазухах листьев; прицветные листья пленчатые, ланцетные. Чашелистики свободные, в числе 3, до 6 мм дл., эллиптические, острые, с внутренней стороны с отчетливо заметными жилками. Лепестки линейные, свободные, по длине равные чашелистикам. Тычинки в числе 6, свободные, все фертильные, равные по длине лепесткам; тычиночные нити выше середины покрыты желтыми длинными густыми булавовидными волосками; пыльники поперечно прикрепленные (качающиеся), вскрывающиеся продольными щелями. Завязь 3-гнездная; столбики в верхней части коленчато-согнутые, с головчатыми рыльцами; семязачатки по 2 в каждом гнезде. Коробочка 8—11 мм дл., бумажистая, продолговатая, тупотреугольная на верхушке, с носиком, вскрывающаяся по створкам. Семена бугорчатые, морщинистые. Цв. VIII—IX; пл. VIII—IX (см. рисунок).

Хромосомное число определено для материала индийского происхождения, причем при цитологических исследованиях обнаружена анеуплоидия: 2n=10, 11 и 12. Указывается, что число 2n=11 и 12 встречается в клетках одного и того же растения (Sharma A. K., Sharma A., 1958), а 2n=10 характерно для особой разновидности var. *khasianum* Clarke (Rao e. a., 1968).

Распространение. Индия (Восточные Гималаи), Бирма, Китай (по литературным данным и материалам гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР — LE, встречается во многих провинциях юго-востока, востока и северо-востока страны), п-ов Корея, Япония (провинции Битху и Бинго на о. Хонсю), Хасанский р-н Приморского края.

ЛИТЕРАТУРА

Brenan J. P. M. The classification of *Commelinaceae.* — J. Lin. Soc. London, Bot., 1966, vol. 59, N 380, p. 349—370. — *Forman L. L. Aëtheolirion,* a new genus of *Commelinaceae* from Tailand, with notes on allied genera. — Kew Bul., 1962, vol. 16, N 2, p. 209—221. — *Pichon M.* Sur les Commelinacées. — Not. Syst. (Paris), 1946, t. 12, p. 217—242. — *Rao R. S., Kommathy R. V., Raghavon S. S.* Cytotaxonomic studies on Indian *Commelinaceae*: a review. — J. Lin. Soc. London, Bot., 1968, vol. 60, N 383, p. 357—380. — *Schönland S. Commelinaceae.* — In: *Engler A., Prantl K.* Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Teil 3, Abt 8. Leipzig, 1888, S. 60—69. — *Sharma A. K., Sharma A.* Futher investigations on cytology of members of *Commelinaceae* with special reference to the role of polyploidy and the origin of ecotypes. — J. Genet., 1958, vol. 56, p. 1—22.

Московский государственный университет,
Заповедник «Кедровая падь» ДВНЦ АН СССР.

Получено 21 XI 1983.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (47+57)

Е. Л. Любарский, И. Ю. Никитин

ОБ ОРГАНИЗАЦИИ ФИТОФИЛЬТРА В ЗОНЕ НЕФТЕХИМИЧЕСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО КОМПЛЕКСА[1]

E. L. LYUBARSKY, I. Yu. NIKITIN. ON THE DEVELOPMENT OF PHYTOFILTER FOR THE OIL-CHEMICAL INDUSTRIAL COMPLEX ZONE

Специфика углеводородного загрязнения воздушной среды крупными нефтехимическими промышленными комплексами (НПК) вызывает необходимость разработки научно обоснованных рекомендаций по реорганизации растительного покрова в зоне экологического влияния НПК с целью формирования оптимально структурированного фитофильтра (ОСФФ). На примере одного из крупнейших НПК рассматриваются вопросы, связанные с проблемой формирования ОСФФ.

Объединение отдельных технологически связанных предприятий в единую агломерацию дает высокий экономический эффект и определенные преимущества в решении ряда производственных задач. Однако создание единого комплекса специфических производств, относящихся к различным классам по токсичности обычных и аварийных промышленных загрязнений окружающей среды, приводит к возникновению мощного комбинированного источника загрязнений. Вот почему параллельно с разработкой высокоэффективных пыле- и газоулавливающих конструкций и перспективного проектирования безотходных производств на замкнутых циклах воды и других мероприятий уделяется большое внимание изучению промышленных комплексов (ПК) как источников загрязнения окружающей среды и научному обоснованию мер, направленных на улучшение санитарных условий труда на самих предприятиях и сохранение равновесия в природном комплексе прилегающих районов.

Нефтехимические и другие ПК с преобладанием углеводородного загрязнения среды в этом плане еще очень слабо изучены. Хотя в настоящее время углеводородные загрязнения занимают в мире третье место после выбросов энергетических установок и металлургических предприятий, к 2000 г., по расчетам некоторых специалистов, углеводородный тип загрязнений может стать ведущим среди всех остальных.

Установление оптимальной структуры растительного покрова, работающего как устойчивый и эффективный фитофильтр в условиях НПК, помимо вопроса углеводородной газоустойчивости, затрагивает область изучения поглотительных способностей растений по отношению к углеводородам. Имеющиеся в литературе материалы по поглощению растениями таких промышленных газов, как Cl_2, F_2, SO_2, HCl, H_2S, представляют собой в основном побочные результаты при изучении физиологических аспектов их фитотоксичности (Гетко, 1976; Илькун, 1978). Наличие поглотительного эффекта у растений по отношению к газам из группы явных фитотоксикантов подтверждает реальность постановки вопроса о практическом использовании зеленой растительности в газоулавливании. Относительно углеводородных загрязнений вопрос решается еще более оптимистично. Работы Института биохимии АН ГССР по метаболизму растениями некоторых органических соединений (Дурмишидзе, 1977) доказывают широкие возможности растений как в поглощении, так и в детоксикации этой группы загрязнителей. В частности установлено, что растения способны усваивать экзогенные углеводороды из окружающей среды, причем растворенные в воде углеводороды усваиваются корнями, а газообразные — листьями, и что усвоение газообразных алканов и паров ароматических углеводородов листьями осуществляется не только через устьица, но и путем диффузии через эпидерму. Кроме того доказано, что в растениях усвоенные углеводороды подвергаются глубоким окислительным превращениям, причем процесс метаболизма углеводородного скелета идет вплоть до образования стандартного метаболита клетки.

---

[1] Дополненный текст доклада, сделанного на VI Делегатском съезде ВБО в г. Кишиневе (12—17 IX 1978).

Мы провели производственный эксперимент по целевой реорганизации растительного покрова территории в зоне экологического влияния одного из крупнейших НПК с целью создания на существующей естественной основе мощного продуктивного и устойчивого фитофильтра по доочистке и регенерации воздуха, выбрасываемого в воздушный бассейн предприятиями НПК, после его очистки техническими средствами. Повышение санирующего эффекта растений с понижением концентраций загрязнений в воздухе — дополнительное к техническим средствам защиты атмосферы, тем более что инженерные сооружения для улавливания малых и сверхмалых концентраций загрязнений весьма сложны и дорогостоящи. Вместе с тем выработка кислорода растениями как естественного продукта их жизнедеятельности является тем окончательным звеном в восстановлении состава воздуха, которое не может обеспечить ни одно техническое средство (Алиев и др., 1980).

Обоснованию возможности создания «зеленых фильтров» уделяют в настоящее время большое внимание советские и зарубежные ученые (Николаевский, 1969; Илькун и др., 1971; Кулагин, 1971а, 1974; Никитин, 1982).

Первоначальный этап наших исследований заключался в составлении точной картины экологической ситуации, в том числе и по фактору загазованности на территории базового комплекса. В этих целях одновременно с почвенно-геоботаническим и метеорологическим исследованиями территории были изучены основные технологические процессы и установлены крупные источники газовых эмиссий на территории комплекса, рассчитан валовой объем выбросов. Проведенный в 1976—1980 гг. контроль загазованности на основе методов газовой хроматографии позволил составить точную картину посезонного распространения углеводородов на территории комплекса и выявить потенциальную границу влияния комплекса (рис. 1).

Обобщив и переработав применительно к комплексам опыт зонирования промышленных территорий (Никитин, Любарский, 1980), мы выделили три зоны загазованности комплекса: 1) постоянной усиленной (административная территория промышленного узла и 500—800 м за ее пределами), 2) постоянной средней — периодически усиленной (радиус до 4 км), 3) слабого воздействия (за радиусом 4.0—4.8 км). Общая характеристика базового комплекса показала, что мы имеем дело с типичным для нефтехимии крупным комбинированным источником углеводородных загрязнений. Углеводородная эмиссия комплекса регистрировалась на расстоянии 10—20 км, компонентный состав при этом был разнообразен, но преобладающими являлись предельные и непредельные углеводороды C_1—C_6.

В 1976—1980 гг. в лесных массивах, примыкающих к базовому НПК, мы заложили в липняках снытевых 9 пробных площадей размером 3200 м^2 (40×80 м) на расстояниях от границы промышленного узла в 0.5, 1, 2, 5, 7 км. На пробных площадях круглогодично измеряли загазованность воздуха и состав газов методом газовой хроматографии с использованием хроматографа Цвет-101 (пробы для газоанализа брали на уровнях 0.05 и 1.5 м от поверхности почвы — Минх, 1967). Проведены геоботанические описания, учет возобновления древостоя, учет линейного и радиального прироста деревьев (с использованием бура Преслера с последующим прокрашиванием кернов), учеты состояния устьичного аппарата (микроскопированием отпечатков эпидермы листьев на органической пленке). Проводили изучение особенностей водообмена, состояния хлорофилл-пигментного комплекса у листьев деревьев. Учитывали степень повреждения крон, олиствение, поражения грибами и насекомыми (Никитин, 1980, 1984).

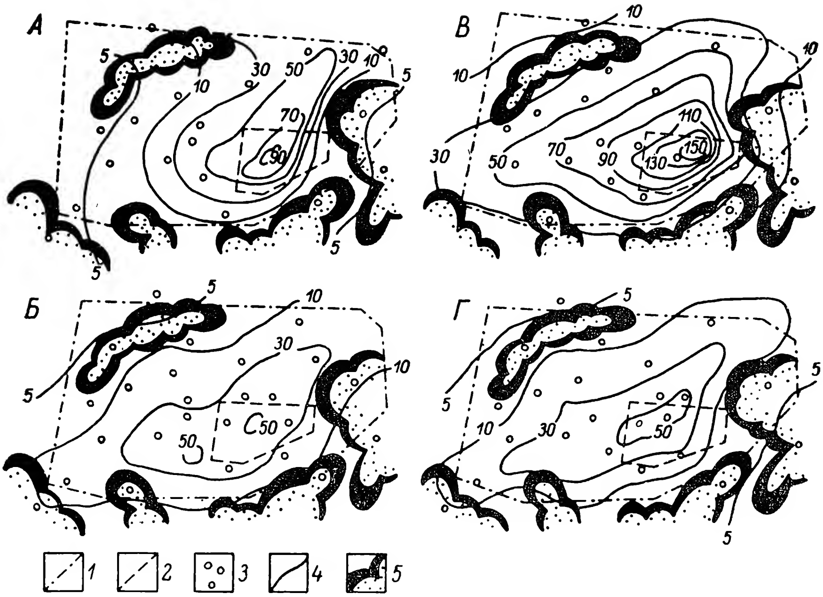


Рис. 1. Изолинии средних максимальных концентраций углеводородных загрязнений по территории нефтехимического комплекса в различные месяцы года.

А — февраль, *Б* — апрель, *В* — июль, *Г* — октябрь. *1* — граница комплекса, *2* — граница промышленного узла, *3* — точки отбора проб воздуха, *4* — изолинии концентраций углеводородов (мг/м^3), *5* — контуры лесных массивов на территории комплекса.

В результате мы не отметили никаких статистически достоверных признаков отрицательного влияния углеводородного загрязнения на лесные фитоценозы. Наоборот, в отдельных случаях с приближением пробной площади к территории комплекса наблюдалось даже статистически достоверное увеличение биомассы травяного покрова. По материалам 1978 г.: на расстоянии 0.5 км — 73.8, 1 км — 41.7, 2 км — 52.2, 5 км — 45.8, 7 км — 37.3, 50 км (контроль) — 34.8 г возд.-сух. в./м^2. Травостой составляют 55 видов, однако господствует сныть *Aegopodium podagraria* L., на которую приходится от 45 до 57 % общей биомассы. Высокая степень углеводородной газоустойчивости древесно-кустарниковых растений и лесных сообществ в целом обусловливается, по-видимому, не только спецификой и физиологической сущностью углеводородного загрязнения, но в значительной степени и «преадаптацией» (Кулагин, 1971б) лесных ценозов к этим соединениям. Проведенные в качестве контроля исследования внутренней газовой среды лесных фитоценозов Раифского лесничества Волжско-Камского государственного заповедника показали повсеместное естественное присутствие углеводородных соединений в различных типах леса. Так, в воздушной среде липняка страусникового со звездчаткой содержится в среднем от 3.3 до 16.5 мг/м^3 углеводородов, ельник с липой страусниковый со звездчаткой имеет суммарные концентрации углеводородов от 4.7 до 9.2, ельник страусниковый — от 1.6 до 8.2, березняк — от 2.2 до 5.5, осинник — от 1.6 до 3.7, лесной луг — от 1.1 до 1.8 мг/м^3. При количественном определении естественного присутствия углеводородов в нормальных условиях жизнедеятельности лесных фитоценозов использовали также метод газовой хроматографии, но с предварительным концентрированием воздушной пробы при температуре жидкого азота. Ранее было отмечено содержание метана, этана, пропана и бутана в летучих выделениях акации и тополя (Санадзе, 1961). В составе летучих веществ, определяющих запах зверобоя обыкновенного, найдены н.-пентан, н.-гексан, н.-гептан, н.-октан, изопрен. Алканы с четным числом углеродных атомов входят в состав воска листьев многих растений. Таким образом, рассматриваемые вещества обычны в естественных фитоценозах, при техногенных загрязнениях изменяются главным образом их соотношения и концентрации.

С целью выявления повышенной углеводородной газоустойчивости растений, перспективных для озеленения НПК, мы провели опыты по искусственной газации ветвей растений углеводородными загрязнениями различных концентраций. Для этого была разработана собственная модификация газации на основе изменения приемов с использованием камеры-прищепки (Корж и др., 1976) и газации растений непосредственно на грунте (Марценюк и др., 1975). При этом на модельном растении отбирали по 10 ветвей с одинаковой биомассой листьев и одинаковой экспозицией в кроне. На каждую ветвь надевали полиэтиленовый пакет объемом в 10 л, который герметизировали у основания ветви с помощью клейкой ленты и герметика, при застывании превращавшегося в резиновую пленку. Затем через перекрывающуюся фистулу, предварительно установленную на одном из углов пакета, полностью откачивали воздух и нагнетали воздушно-углеводородную смесь. Таким образом, часть растения находилась в имитированных условиях загазованной промышленной площадки. Это позволило довести длительность экспозиции газации до 24 ч и избежать многочисленных побочных влияний на показатели физиологического состояния растений при срезании и транспортировке ветвей в случае проведения экспериментов в лабораторных условиях в стационарных затравочных камерах.

Заполнение пакетов производили через переходник из баллонов прибора «Аэра». Баллоны заполняли воздушно-углеводородной смесью с концентрацией углеводородов C_1—C_6 от 10 до 100 %. Широкий диапазон концентраций позволял имитировать ситуации, характерные для базового комплекса и других нефтехимических предприятий (предварительно было проведено анкетирование 33 предприятий нефтехимической отрасли промышленности с пробным установлением качественного и количественного составов загрязнений), а также случаи возможных аварийных ситуаций.

После суточной экспозиции все 10 ветвей испытуемого растения срезали с герметизированными на них пакетами и подвергали ряду анализов (определение водного обмена листьев, проницаемости клеточных мембран, состояния хлорофилл-пигментного комплекса и прочности его связи с белково-липоидным комплексом).

В результате проведенных опытов подтвердилась общая для всех исследуемых видов растений высокая степень приспособленности их к углеводородному загрязнению воздуха (табл. 1).

Газоустойчивость оценивали как высокую при отклонении основных физиологических параметров не более чем на 10—15 % от контроля, как среднюю — при отклонении до 30—35 %. Поглотительный эффект определяли по разнице исходной концентрации углеводородов в затравочной смеси и конечной при срезании пакета через 24 ч. Высокое поглощение определяли миллиграммами, малое — долями микрограммов.

В наших исследованиях экспериментальной проверкой еще раз подтвердилось положение, выдвинутое Ю. З. Кулагиным (1971а), о том, что растения способны без существенного ущерба для своего роста и долговечности задерживать промышленные токсичные выбросы и тем самым оздоровлять атмосферу (табл. 2).

Как видно из табл. 2, насаждения как изолирующего, так и фильтрующего типов значительно уменьшают загрязненность воздуха вредными примесями. В одном случае они выступают в роли барьера-экрана, отводящего загрязнения в верхние слои атмосферы, в другом — совмещают отвод с непосредственной биологической фильтрацией. Некоторая разница эффекта очистки обусловливается разной удаленностью участков от источников загрязнений и ажурностью насаждений.

Располагая, таким образом, необходимыми сведениями об устойчивости и о поглощающей способности древесно-кустарниковых растений в отношении углеводородов, мы можем более обоснованно проектировать состав и структуру зеленого покрова в зоне экологического влияния НПК как на всей его территории, так и на отдельных участках.

Основная задача заключается в том, чтобы так реорганизовать естественный растительный покров (включая и проведение дополнительных посадок), чтобы в целом он играл роль эффективного и устойчивого оптимально структурированного фитофильтра (ОСФФ) по доочистке воздуха от вредных примесей. После того, как выявлена специфика производства и установлены границы влияния НПК на окружающий воздушный бассейн (с поправками на перспек-

ТАБЛИЦА 1

Газоустойчивость и поглотительная способность древесно-кустарниковых растений к углеводородным загрязнениям воздуха

Вид	Семейство	Физиологическая газоустойчивость к углеводородам	Поглощение углеводородов
Caragana arborescens Lam. — акация желтая	*Fabaceae*	++	
Betula pubescens Ehrh. — береза пушистая	*Betulaceae*	+	++
B. verrucosa Ehrh. — береза бородавчатая	»	+	+
Corylus avellana L. — лещина обыкновенная	»	+	
Alnus incana (L.) Moench. — ольха серая	»		+
Ligustrum vulgaris L. — бирючина обыкновенная	*Oleaceae*		—
Syringa josikaea Jacq. fil. — сирень венгерская	»	++	++
S. vulgaris L. — сирень обыкновенная	»	++	++
Fraxinus excelsior L. — ясень обыкновенный	»	++	+
F. lanceolata Bokh. — ясень зеленый	»	+	—
Sambucus racemosa L. — бузина красная	*Caprifoliaceae*	++	
Viburnum opulus L. — калина обыкновенная	»	++	+
Lonicera tatarica L. — жимолость татарская	»	+	
Symphoricarpos albus (L.) Blake. — снежноягодник	»	+	
Euonymus europaea L. — бересклет европейский	*Celastraceae*	+	
Berberis vulgaris L. — барбарис обыкновенный	*Berberidaceae*	+	
Crataegus oxycantha L. — боярышник обыкновенный	*Rosaceae*	+	
Pyrus communis L. — груша дикая	»		++
P. communis L. — груша обыкновенная	»		+
Cotoneaster lucida Schiech. — кизильник блестящий	»	+	
Sorbus aucuparia L. — рябина обыкновенная	»	++	++
Rosa rugosa Thunb. — роза морщинистая	»	++	—
Padus racemosa Lam. — черемуха обыкновенная	»	++	+
Rosa canina L. — шиповник обыкновенный	»	++	
Malus sylvestris Mill. — яблоня дикая	»	++	++
Ulmus glabra Huds. — вяз обыкновенный	*Ulmaceae*	++	
U. pinnato-ramosa Dieck. — вяз перистоветвистый	»	+	—
Quercus robur L. — дуб черешчатый	*Fagaceae*	++	
Cornus alba L. — дерен белый	*Cornaceae*	++	
Picea pungens Engelm. — ель колючая	*Pinaceae*	+	—
P. abies (L.) Karst. — ель обыкновенная	»		
Pinus sylvestris L. — сосна обыкновенная	»		+
Salix alba L. — ива белая	*Salicaceae*	++	++
S. caprea L. — ива козья	»	++	++
Populus tremula L. — осина обыкновенная	»	++	+
P. deltoides Marshall. — тополь канадский	»	++	++
P. balsamifera L. — тополь бальзамический	»	++	++
P. nigra L. — тополь черный	»	++	++
P. berolinensis Dipp. — тополь берлинский	»	++	
Acer campestre L. — клен полевой	*Aceraceae*		++
A. saccarinum L. — клен серебристый	»	++	
A. platanoides L. — клен остролистный	»	++	—
A. negundo L. — клен ясенелистный	»	+	—
A. tataricum L. — клен татарский	»	++	—
Tilia platyphyllos Scop. — липа крупнолистная	*Tiliaceae*	++	++
T. cordata Mill. — липа мелколистная	»	+	++
Elaeagnus angustifolia L. — лох узколистный	*Elaeagnaceae*	++	++
E. argentea Pirsh. — лох серебристый	»	++	
Ribes aureum Pursh. — смородина золотистая	*Saxifragaceae*	++	
R. nigrum L. — смородина черная	»	++	
R. rubrum L. — смородина красная	»	++	
Philadelphus coronaris L. — чубушник венечный	»	++	
Thuja occidentalis L. — туя западная	*Cupressaceae*	+	+

Примечание. Латинские названия растений приведены по «Флоре СССР», тт. I—XXX, 1934—1964; газоустойчивость (или поглощение): два крестика — высокое, один — средняя, тире — малое.

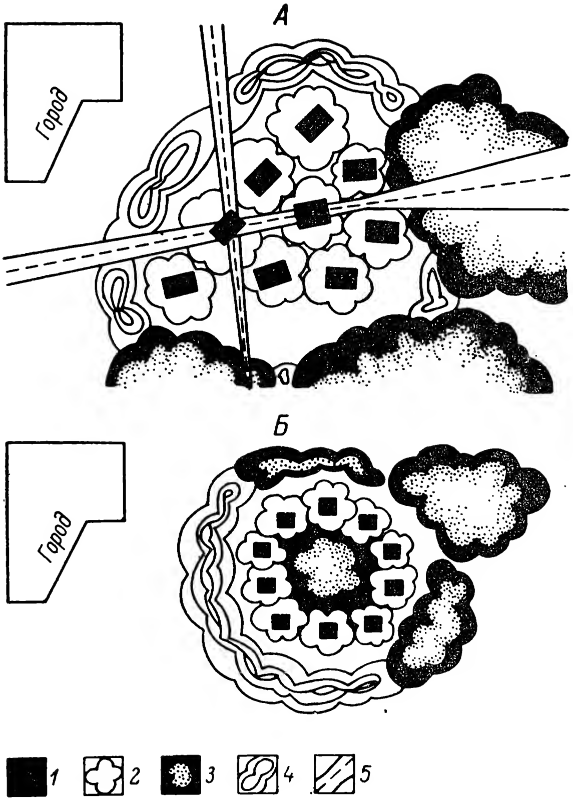


Рис. 2. Общий вид фитофильтра промышленного комплекса.

А — асимметричное расположение предприятий, *Б* — кольцеобразное расположение предприятий. *1* — озеленяемые промышленные площадки (внутренняя часть ОСФФ); *2* — озеленяемые санитарно-защитные зоны отдельных предприятий (пограничная часть ОСФФ); *3* — естественные зеленые массивы внешней части ОСФФ; *4* — искусственные посадки внешней части ОСФФ; *5* — создаваемые по необходимости «коридоры» в массивах, способствующие проветриванию отдельных промышленных площадок комплекса.

тивный план развития НПК), изучена общая эколого-метеорологическая ситуация и составлены ассортиментные ряды газоустойчивых видов растений, можно переходить к эколого-инженерному проектированию построения ОСФФ; он должен обеспечить:

1. Разделение отдельных потоков выбросов, препятствующее их вредоносному смешению, что достигается необходимым сочетанием плотных полос

ТАБЛИЦА 2

Загазованность воздуха на разных участках

Участок наблюдений	Расстояние от источника выброса, м	Содержание компонентов выброса в воздухе, %						
		гексан	бутан	пентан	бутилен	изопрен	этан	амилен
Контрольный, не имеющий насаждений	500	100	100	100	100	100	100	100
Защищенный со стороны предприятия плотными посадками «изолирующего» типа	500	63	59	54	60	61	70	67
С насаждениями «фильтрующего» типа (участок редко стоящего древостоя без подлеска)	430	72	79	81	80	75	77	72
Защищенный небольшим массивом сохранившегося леса (глубина массива 150 м)	450	60	58	51	57	61	64	65

из наиболее устойчивых древесно-кустарниковых растений с рационально ориентированными «коридорами проветривания» (рис. 2).

2. Эффективную доочистку и полную регенерацию воздуха, что достигается полосами и массивами «рыхлых» насаждений из наиболее эффективно поглощающих углеводороды растений.

3. Максимальное ослабление вредоносности возможных аварийных выбросов вредных веществ в воздушный бассейн, что достигается, во-первых, подбором для соответствующих посадок наиболее «поглощающих» растений, во-вторых, созданием специальных дендропитомников для быстрой реставрации участков насаждений, погибающих в случае воздействия на них аварийных выбросов, и вообще для лучшей «нефтехимической акклиматизации» посадочного материала для всего ОСФФ.

4. Эстетический комфорт, рекреацию и частично выполнять продукционную функцию, что достигается органическим введением необходимых элементов садово-парковой архитектуры (цветников, газонов, аллей и др.) в общий проект ОСФФ.

5. Кроме того, нужно учитывать, что он должен быть достаточно фитоценотически устойчивым, на большей части территории самовосстанавливающимся, что достигается созданием таких фитоценозов и их временных рядов по составу и структуре, которые бы в максимальной степени оказались адекватными местным экологическим условиям и в наибольшей мере соответствовали насаждениям региона.

Представляется целесообразным планировать рациональную структурно-функциональную дифференциацию фитофильтра с учетом специфики его отдельных зон и их конкретной роли в общем функционировании фитофильтра (с проведением принципа создания дифференцированной структуры и внутри каждой из этих зон). Зоны следующие: 1) внутренние помещения заводов и предприятий, 2) заводские промышленные площадки, 3) санитарно-защитные зоны заводов, 4) «зеленое кольцо» вокруг НПК, 5) естественная растительность в границах потенциального экологического влияния НПК.

При формировании насаждений целевого назначения эстетический аспект отодвигается на второй план, а основной акцент делается на экологическую сторону вопроса. Неблагоприятный экологический фактор — загазованность воздушной среды — при прочих благоприятных условиях произрастания растений становится ведущим моментом при проектировании и организации растительного сообщества. При этом параметры отбора растений приобретают экологический оттенок: 1) дендрологический состав подбирается на фоне биологической совместимости видов, но уже с учетом показателей газоустойчивости каждого вида в отдельности; 2) форма и окраска растений учитываются лишь в конце проводимого отбора; 3) структура как пространственное размещение особей с учетом плоскостного и вертикального сложения сообщества рассматривается с позиций фитоценотической газоустойчивости (Кулагин, 1974) при строгом соблюдении оптимальных площадей питания и функциональной нагрузки (изолирующие и фильтрующие насаждения); 4) величина искусственного растительного сообщества также диктуется показателем фитоценотической газоустойчивости и функциональным эффектом (эффективное гашение шума, пылеосаждение, экранирование газовых потоков и т. д.).

В построении растительного сообщества целевого назначения применим несколько измененный принцип построения группы, используемый в ландшафтной архитектуре: ядро и внешний контур. Если в ландшафтной архитектуре в качестве ядра подбирается одно или несколько деревьев, занимающих доминирующее положение по высоте, форме кроны, декоративной ценности, то при целевой организации растительного сообщества ядром будет являться группа особей наиболее газоустойчивого вида с большим удельным весом в общей дендроформуле насаждения. Одновидовые сообщества даже из высокогазоустойчивых видов по сравнению со смешанными сообществами менее экологически пластичны. В смешанном сообществе более эффективно проявляется фитоценотическая газоустойчивость.

Опыт создания различных типов структур насаждений целевого назначения (Болотова, Рыгалов, 1973; Машинский, Залогина, 1978; Никитин, 1981) подтверждает вывод о том, что все рассмотренные типы насаждений являются частными случаями «изолирующего» или «фильтрующего» типов, суть которых сводится к следующему: насаждения фильтрующего типа создаются более свободными, более ажурными, без подлеска, без плотных опушек; насаждения изолирующего типа имеют плотное сложение без просветов в нижнем, среднем и верхнем ярусах. В связи с этим формирование структуры насаждений возможно проводить по прототипу природных аналогов. Первоначально в группы следует высаживать больше растений, чем это будет необходимо в период их оптимального функционирования. В процессе роста худшие растения удаляют, и в итоге остается нужное число экземпляров. Такой путь формирования структуры насаждения создает условия для возникновения наиболее благоприятных видовых сочетаний и установления фитоценотического равновесия и как конечный итог — для высокой фитоценотической устойчивости насаждения к неблагоприятным факторам среды, в том числе и к газовым загрязнениям (фитоценотическая газоустойчивость). После завершения формирования первоначальной структуры можно вводить сопутствующие виды в сообщество для достижения максимального функционального эффекта.

Выбор групп по размерам (малые, средние, большие) определяется величиной площади, отведенной под тот или иной участок фитофильтра. Выбор структуры групп (плотная или рыхлая) определяет фильтрующий или изолирующий типы насаждения. Показатель контрастности или гармоничности выбираемых групп определяет конечный эстетический эффект участка фитофильтра.

Для большего удобства в расчетах целесообразного смешения пород мы пользовались лишь определенной частью ассортиментного списка. Так, отобрав по шкале газоустойчивости 14 растений, мы получили до 225 вариантов смешения пород.

При этом показатель средней газоустойчивости группы, как и отдельного участка фитофильтра, рассчитывался по формуле

$$P = \frac{k_1 a + k_2 b + k_3 c + \dots + k_n n}{m},$$

где a, b, c. . . n — число особей определенного вида в группе; k_1, k_2, k_3. . . k_n — соответствующая определенному виду газоустойчивость; m — общее число особей в группе.

Формулу можно представить и в таком виде:

$$P = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^{n} k_i x_i,$$

где m — общее число особей в группе, k_i — устойчивость i-того вида, x_i — число особей i-того вида, n — число разных видов.

Чем больше величина P, тем выше средняя газоустойчивость группы.

Вместе с тем конечный показатель газоустойчивости группы может быть выше за счет фитоценотической газоустойчивости. Для определения окончательного подхода к расчету конечного показателя необходимы дальнейшие экспериментальные исследования.

В заключение следует отметить, что на основе проведенных экспериментов в настоящее время разработаны и поэтапно претворяются в жизнь конкретные экологически обоснованные проекты озеленения двух ведущих заводов базового НПК в Татарии. Типовые рекомендации по организации зеленых фильтров на территории нефтехимических предприятий приняты к внедрению Министерством нефтехимической промышленности СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Алиев Ф. Ш., Никитин И. Ю., Любарский Е. Л. К вопросу использования растений для доочистки и регенерации воздуха в зоне территориально-производственных комплексов. — Производственная санитария. Сб. научн. работ ин-тов охраны труда ВЦСПС. М.: Профиздат, 1980, с. 34—37. — *Болотова М. Н., Рыгалов В. А.* Благоустройство промышленных предприятий. М.: Стройиздат, 1973. 145 с. — *Гетко Н. В.* Особенности накопления сернистых и азотистых соединений в листьях некоторых видов тополя в условиях задымления атмосферного воздуха двуокисью серы. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1976, с. 63—64. — *Дурмишидзе С. В.* Метаболизм некоторых загрязнителей атмосферного воздуха в растениях. Тбилиси: Мецниереба, 1977. 48 с. — *Илькун Г. М.* Загрязнители атмосферы и растения. Киев: Наук. думка, 1978. 247 с. — *Илькун Г. М., Миронова А. С., Мотрук В. В.* Поглощение растениями из воздуха сернистого газа. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1971, с. 27—31. — *Корж Б. В., Удовенко Г. В., Сааков В. С.* Некоторые особенности изменения фитосинтеза и дыхания на свету у зеленых растений под влиянием сернистого газа и хлористого натрия. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1976, с. 89—92. — *Кулагин Ю. З.* К методике создания зеленого фильтра. — В кн.: Растения и промышленная среда. Киев: Наук. думка, 1971а, с. 13—15. — *Кулагин Ю. З.* Преадаптации растений и антропогенные факторы. — Экология, 1971б, вып. 32, № 5, с. 14—18. — *Кулагин Ю. З.* Древесные растения и промышленная среда. М.: Наука, 1974. 124 с. — *Любарский Е. Л., Никитин И. Ю.* Рациональная реорганизация растительного покрова в зоне территориально-производственного комплекса (ТПК). — В кн.: Тез докл. VI Делегат. съезда ВБО. Кишинев, 1978, с. 25. — *Марценюк В. Б., Николаевский В. С., Пандакова Н. К.* Действие сублетальных доз аммиака на некоторые физиолого-биохимические особенности древесных растений. — В кн.: Газоустойчивость растений. Пермь: Пермск. гос. ун-т, 1975, вып. 3, с. 85—90. — *Машинский В. Л., Залогина Е. Г.* Проектирование озеленения жилых районов. М.: Стройиздат, 1978. 114 с. — *Минх А. А.* Методы гигиенических исследований. М.: Наука, 1967. 110 с. — *Никитин И. Ю.* Влияние углеводородных загрязнений воздуха на показатели физиологического состояния клена ясенелистного. — Производственная санитария. Сб. научн. работ ин-тов охраны труда ВЦСПС. М.: Профиздат, 1980, с. 52—56. — *Никитин И. Ю.* Рекомендации по озеленению нефтехимических предприятий. Казань: Таткнигиздат, 1981. 71 с. — *Никитин И. Ю.* Биологический способ оздоровления воздушной среды нефтехимических производств. — В кн.: Проблемы охраны окружающей среды и подготовка специалистов в высших учебных заведениях. Казань: КазИСИ, 1982, с. 11—12. — *Никитин И. Ю.* Экологическое обоснование целевой реорганизации растительного покрова нефтехимического комплекса: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. ДГУ, 1984. 22 с. — *Никитин И. Ю., Любарский Е. Л.* Выделение зон загазованности на территории нефтехимического территориально-производственного комплекса в связи с его озеленением. — Производственная санитария. Сб. научн. работ ин-тов охраны труда ВЦСПС. М.: Профиздат, 1980, с. 37—45. — *Николаевский В. С.* Растения-фильтры. — В кн.: Календарь-справочник Пермской области. Пермь: Пермск. гос. ун-т, 1969, с. 5—27. — *Санадзе Г. А.* Выделение растениями летучих органических веществ. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1961. 90 с.

Казанский государственный университет.

Поступило 20 III 1980

УДК 580 : 502.7 (584.1)

Бот. журн., т. 70, № 3

Р. В. Камелин, Дж. Курбанов

ИСЧЕЗАЮЩИЕ И РЕДКИЕ РАСТЕНИЯ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КОПЕТДАГА (КЮРЕНДАГА)

R. V. KAMELIN, J. KURBANOV. RARE AND ENDANGERED PLANTS OF NORTH-WESTERN KOPETDAGH (KJURENDAGH)

Характеризуются 68 видов исчезающих и редких растений северо-западного Копетдага. Для каждого вида даны распространение, приуроченность к определенным субстратам и растительным группировкам. Предлагаются меры и формы охраны для ряда исчезающих, редких, эндемичных таксонов северо-западного Копетдага.

Аридные низкогорно-среднегорные массивы северо-западной оконечности Копетдага к западу от линии Кизиларват—Ходжакала—долина р. Сумбар долгое время оставались флористически почти неизученными. Лишь в последнее время здесь начаты систематические исследования флоры и растительности, уже принесшие целый ряд первоклассных флористических новинок. Ныне в регионе известно 936 видов сосудистых растений, т. е. примерно 45 % флоры всего Копетдага в пределах СССР. Среди них значительную долю составляют эндемики Копетдаг-Хорасанской провинции, а также западных низкогорий (Большой и Малые Балханы, хребет северо-западного Копетдага). Обнаружены и описаны эндемики собственно северо-западного Копетдага и отдельных его хребтов, а также целый ряд иранских и копетдаг-хорасанских видов, заходящих на территорию СССР только в данном регионе.

Аридные массивы северо-западного Копетдага в отличие от расположенных восточнее участков западного Копетдага, и в частности среднегорных массивов верховий рек Сумбар и Чандыр, характеризуются чрезвычайно суровыми условиями обитания растений, прежде всего резкой засухой в течение четырех месяцев лета, высокими максимумами летних температур и достаточно низкими зимними минимумами, а также низкими годовыми суммами осадков (Бабаев, Дурдыев, 1982). Широкое развитие в регионе гипсоносных пестроцветных пород способствует формированию ландшафтов обширных бедлендов и интенсивному засолению временных водотоков. Над бедлендами и преображенными карстово-суффозионными процессами и эрозией адырами поднимаются многочисленные останцовые хребты и куэсты, склоны которых резко расчленены долинами и эродированы. Следствием столь напряженных условий обитания являются чрезвычайная фрагментация растительного покрова в регионе, а также слабое развитие почвенного покрова. Несмотря на это, определенная схема вертикальной поясности растительного покрова присуща всем хребтам, и горно-пустынные с фрагментами полусаванновых и «пестроцветной растительности» группировки на высотах около 550—700 м сменяются сложным комплексом растительности, в котором заметную роль играют в долинах группировки (всегда фрагментированные) шибляка (т. е. ксерофитных кустарников), фриганоидов, а на известняковых хребтах — арчевники из *Juniperus turcomanica* B. Fedtsch. Именно в северо-западном Копетдаге арча и ее фитоценозы известны на наиболее низких высотных отметках. Фрагментированный вследствие естественных факторов растительный покров региона к тому же испытывает сильное антропогенное воздействие в результате перевыпаса и связанного с ним уничтожения почвенного покрова, тропиночной эрозии, а также вырубки деревьев и кустарников на топливо. Антропогенный пресс в регионе существует давно и несомненно сильно повлиял на общее состояние растительности, однако именно в последние годы удалось получить доказательства того, насколько опасен процесс антропогенных изменений растительного покрова в исследованном нами регионе. Оказалось, что особенно в сухие годы целый ряд растений, такие как *Glaucium oxylobum*, *Cleome turkmena*, *Erysimum kerbabaevii*, *Salsola botschantzevii* и другие, развиваются очень слабо или вообще не могут развиться до генеративных фаз, нередко отмирают в результате иссушения, а поэтому исчезают на тех или иных территориях на неопределенный срок. Сказанное выше свидетельствует о необходимости специальной охраны растительного мира северо-западного Копетдага. Надежнее всего, как известно, подобная охрана может осуществляться в рамках территориальной охраны, и в последние годы в Туркмении в этом отношении сделано немало. Кроме давно существующего Бадхызского заповедника, в Копетдаге созданы два — Центрально-Копетдагский с 4 участками (они охватили существенную часть территории одноименного ботанико-географического округа в пределах СССР) и Сюнт-Хасардагский (охраняются уникальные комплексы рефугиума мезофильной растительности ущелий Западного Копетдага, но, к сожалению, на ограниченной территории). Однако ни один из заповедников не охватывает хотя бы частично специфических комплексов растительности аридных пестроцветных низкогорий и среднегорий, свойственных северо-западному Копетдагу.

Часть растений северо-западного Копетдага помещена в «Красную книгу СССР», а также в первый вариант списка видов, включенных в «Красную книгу Туркмении». Число их, однако, невелико, оно меньше даже, чем число западно-копетдагских видов, вошедших в списки, предлагавшиеся ранее ботаниками (Никитин и др., 1978; «Редкие и исчезающие виды флоры СССР. . .», 1981). И, конечно же, ни один из этих списков не дает полного представления ни обо всем составе подлежащих охране видов в исследуемом нами регионе, ни о состоянии их в природе.

Ниже приводится список видов, нуждающихся в специальной охране или редких для региона северо-западного Копетдага. Принципы отбора видов для списка аналогичны принципам, использованным в работе Т. Г. Гореловой и Р. В. Камелина (1978).

В настоящее время категории качественной оценки объектов охраны, действующие в рамках МСОП [1] («The biological aspects, of rare plant conservation», 1981), таковы: 1) исчезнувший (extinct), 2) подвергающийся опасности исчезновения (endangered), 3) уязвимый (vulnerable), 4) редкий (rare), 5) неопределенный (indeterminate). Категории эти имеют значение только для включения в «Красную книгу» МСОП или списки редких и исчезающих видов МСОП. Они не могут быть в полной мере применимы к спискам видов, подлежащих охране на небольших территориях, поскольку в любую из этих категорий может попасть и вид, вполне соответствующий пониманию этих категорий при отборе в «Красную книгу» МСОП, и вид, имеющий признаки, свойственные объектам какой-либо категории только в пределах данного региона (а не в пределах всего ареала). Кроме того, понятие «редкий» по шкале МСОП охватывает два принципиально различных явления — редкость вида в связи с крайней ограниченностью ареала (узколокальные эндемики) и редкость вследствие низкой численности индивидуумов в популяциях вида (во втором случае термин особенно неприменим к видам, подлежащим охране на малых территориях). Поэтому мы пользуемся в этой работе не категориями МСОП, а описательными терминами, более подходящими для небольших территорий, и лишь в заключение пытаемся соотнести эти описательные термины с категориями МСОП.

А. Виды, находящиеся под непосредственной угрозой исчезновения из состава флоры СССР (или всего мира), дальнейшее существование которых невозможно без специальной охраны.

Reaumuria botschantzevii Zucker. et Kurbanov. — Узколокальный эндемик Кюрендага, известный только из урочища Акооба, где сохранилось лишь 12 экземпляров вида, растущих на засоленных палеогеновых глинах. Крайний стенотоп. Необходимы срочное изучение биологии вида и поиск новых местонахождений. В случае отсутствия последних — меры по размножению растений в пределах местообитания и срочная охрана последнего.

Siebera nana (DC.) Bornm. — Иранский вид, по-видимому, состоящий из двух подвидов. Представитель монотипного рода. Впервые в пределах СССР обнаружен в Бадхызе (Пулихатум), где в настоящее время исчез. В северо-западном Копетдаге собирался один раз в хр. Тргой, на пестроцветах, но повторные сборы сделать не удалось. За пределами СССР также крайне редко встречающееся растение, сведений по экологии и биологии которого явно недостаточно.

Б. Виды, потенциально уязвимые вследствие чрезвычайно узкого распространения и особой стенотипности в пределах своих экстремальных ареалов.

Eremurus kopetdaghensis M. Pop. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Известен только с хребтов Маргыз (классическое местонахождение) и Тргой, растет на пестроцветных глинах. Численность вида в популяциях невелика. Ценное декоративное растение. Включен в «Красную книгу СССР».

Allium transvestiens Vved. — Узколокальный эндемик Западного Копетдага. Описан из урочища Пархай в районе пос. Каракала и, по-видимому, заходящий в исследуемый нами район западнее дороги Ходжакала—Каракала. Приурочен к пестроцветным засоленным глинам.

Salsola botschantzevii Kurbanov. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Найден в урочищах Искандер, Джекирдекли, Кызылчешме, где растет на выходах пестроцветных глин и на каменистых склонах гор. Поедается скотом, страдает от перевыпаса. В сухие годы развивается чрезвычайно слабо.

S. stellulata Korov. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Известен только из урочищ Даната и Кизиларват, где растет на слоистых палеогеновых глинах. Численность вида в обоих пунктах крайне низкая.

Cleome turkmena Bobr. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага (от долины р. Сумбар до гор Малые Балханы). Найден во многих урочищах региона, где растет только на пестроцветных гипсоносных породах, иногда в значительном количестве, однако в отдельные годы на разных участках ареала полностью исчезает из состава растительного покрова вследствие массовой гибели всходов от засухи.

---

[1] МСОП (Международный союз охраны природы — The International Union of Conservation of the Nature) — общественная международная организация, издающая свою «Красную книгу».

C. turkmena, как и его ближайший родственный вид *C. gordjaginii* M. Pop., растущий на пестроцветах южного Памиро-Алая, стоят особняком в системе рода *Cleome*, где образуют особую секцию *Cleomopsis* Bobr. М. Г. Попов (1927) сближал эти виды с австралийским родом *Roeperia*, сходство которого с этими видами, судя по строению андроцея, чисто конвергентное и вряд ли свидетельствует о близком родстве. Несомненно, что данный тип в роде *Cleome* связан с более южными, субтропико-тропическими группами рода, но обособился от них еще в период становления древнесредиземноморской флоры (на рубеже палеогена—неогена) при освоении предковыми типами этой флоры территорий, освобождавшихся от вод Тетиса. В дальнейшем он подвергся резкой ксерофитизации, и уже этот последний, ксероморфный тип удержался в пределах своего некогда обширного ареала лишь в отдаленных друг от друга участках западного Копетдага и западного Памиро-Алая, где и сформировались (в плейстоцене?) современные виды.

Erysimum kerbabaevii Kurbanov et Gudkova. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага, где известен из урочищ Секизхан, Парау, Искандер, Узунсу и Кизиларват. Растет на каменистых склонах и скалах в полосе развития шибляка. Резко обособленный вид, по-видимому, реликтовый тип более мезофильных вариантов шибляка плейстоцена.

Reseda dshebeli Czernjak. — Узколокальный эндемик западных низкогорий Западно-Копетдагского флористического округа (хребты Большой Балхан, Малые Балханы, Кюрен). Растет на пестроцветных обнажениях и по каменистым склонам гор. Несмотря на склонность вида к распространению по нарушенным местообитаниям, чрезвычайно редок в пределах всего ареала.

Astragalus kjurendaghi V. V. Nikit. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага, где известен из урочищ Казанджик, Кендерли, Обой. Растет в опустыненных полусаваннах и в разреженном шибляке, на мелкоземистых склонах. Сильно страдает от перевыпаса.

Pimpinella bobrovii (Woronow ex Schischk.) E. Axenov et V. Tichomirov. — Узколокальный эндемик западных низкогорий Западно-копетдагского флористического округа. Долгое время считался эндемиком хр. Большой Балхан, но найден также в хр. Кюрен (урочище Зеленая долина). Растет на каменистых и глинистых склонах в Большом Балхане в полосе шибляка и арчевников, в Кюрендаге — в полосе опустыненных полусаванн с разреженным шибляком.

Ferula karakalensis Korov. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Единственное местонахождение вида в урочище Тргой, на выходах пестроцветных глин, в группировках гипсофитных вариантов полусаванн.

F. plurivittata Korov. — Узколокальный эндемик Кюрендага и соседних хребтов. Известен из целого ряда урочищ, где пока не представляет редкости, но растет, как правило, в ограниченном числе экземпляров и слабо возобновляется. Предпочитает осыпно-щебнистые склоны гор, нередко с частичным затенением, реже встречается на пестроцветах, почти исключительно связан с полосой разреженного шибляка.

Оба эндемичных вида рода *Ferula* весьма близки друг к другу и принадлежат к циклу видов, преимущественно южно-среднеазиатских и североафганских, многие из которых также являются узколокальными эндемиками.

Acantholimon kjurendaghi Mestscherjakov. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Ряд местонахождений этого вида известен с хребта Кюрен, Кендерли-Обойских гор, урочища Маргыз и из района Казанджика. Связан с каменистыми склонами гор в полосе разреженного шибляка. Близок к закавказскому *A. bracteatum* (Girard) Boiss., за который его ранее и принимали многие авторы. Вместе с *A. afanassievii* Lincz. и некоторыми атропатенскими видами замечателен необычными для видов рода низкогорными местообитаниями.

Acantholimon balchanicum Korov. — Узколокальный эндемик западных низкогорий Западно-копетдагского флористического округа. Известен с хр. Большой Балхан и из одного пункта в хр. Кюрен (урочище Зеленая долина), где обитает на мелкоземисто-глинистых склонах.

Scrophularia kjurendaghi Botsch. et Kurbanov. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Известен из урочищ Зеленая долина, Караходжа, Джекирдекли, Узунсу, где растет на щебнисто-мелкоземистых и глинистых склонах в полосе разреженного шибляка и в нижней части полосы арчевников.

Asperula balchanica Bobr. — Узколокальная раса из сложного цикла видов, близких к *A. glomerata* (Bieb.) Griseb., считавшаяся эндемичной для хр. Большой Балхан, а ныне найденная в хр. Кюрен (урочище Обой). В Западном Копетдаге и, по-видимому, на значительной части северо-западного Копетдага замещается более распространенным видом *A. turcomanica* Pobed.

Cousinia leucantha Bornm. et Sint. — Узколокальный эндемик северо-западного и Западного Копетдага. В Западном Копетдаге, преимущественно в ущельях Сюнт-Хасардагской гряды, в районе исследования заходит только в урочище Сонгудаг, где растет в разреженном шибляке на щебнистых склонах.

C. glandulosa Kult. — Узколокальный эндемик северо-западного и Западного Копетдага. В районе исследования широко распространен в урочищах Передового хребта (Искандер, Узунсу, Кизиларват), а также в хребтах Маргыз и Тргой. Отдельные местонахождения известны в хр. Малые Балханы. В Западный Копетдаг едва заходит в районе западнее пос. Каракала. Растет на щебнистых склонах и на выходах пестроцветных глин в полосе разреженного шибляка.

C. stenoptera Juz. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага, где растет в урочищах Бекибент, Узунсу, Кизиларват на засоленных глинисто-щебнистых склонах в полосе разреженного шибляка.

Jurinea lydiae Iljin. — Узколокальный эндемик Малых Балханов и Кюрендага. Приурочен к засоленным пестроцветным глинам. Близок к копетдагскому виду *J. antonowii* C. Winkl.

J. sintenisii Bornm. — Узколокальный эндемик северо-западного Копетдага. Известен только с хр. Тргой, где растет на каменистых склонах и обнажениях в нижней части пояса арчевников.

В. Виды, потенциально уязвимые вследствие чрезвычайно ограниченного распространения в пределах СССР.

Aizoon hispanicum L. (*A. skvortzowii* M. Pop. ined.). — Древнесредиземноморский вид на северо-восточных пределах ареала. В Средней Азии — только в низовьях Атрека и в Кюрендаге, где растет на засоленных глинах в урочище Акооба.

Moriera spinosa Boiss. — Иранский вид, в пределах СССР отмечен только в северо-западном Копетдаге, где встречается в урочищах Даната, Парау, Искандер. Эдификатор своеобразных фриганоидных сообществ на каменистых склонах и скалах.

Homalodiscus ochradeni Boiss. — Иранский дизъюнктивный вид, в пределах СССР известный только из низкогорий северо-западного Копетдага, где найден в нескольких урочищах (Курбанов, 1981) от хр. Кюрен до высокой части Передового хребта (пос. Искандер). Растет на выходах пестроцветных пород (на глинах, песчаниках), местами в значительном количестве, а иногда выступает в роли эдификатора своеобразных фриганоидных открытых сообществ. Столь позднее обнаружение этого вида в Копетдаге, где не заметить это растение невозможно, — совершенно необъяснимая загадка.

Andrachne stenophylla Koss. — Редкий копетдаг-хорасанский вид, известный в северо-западном Копетдаге в урочищах Дуечи, Кизиларват, Бами, приурочен к скалам в полосе контакта шибляка и арчевников.

Viola karakalensis Klok. — Западно-копетдагский вид, редкий как на территории СССР, так и в пограничных районах Ирана. Известен из окрестностей пос. Каракала, откуда и был описан, а также из урочищ Нарпызлы, Даната и Кизиларват в Кюрендаге. Растет в разреженном шибляке на каменисто-щебнистых склонах.

Tanacetopsis kjurendaghi Kurbanov. — Западно-копетдагский вид, известный лишь из урочища Тргой, где растет на выходах пестроцветов в нижней полосе пояса арчевников.

Cephalorrhynchus brassicifolius (Boiss.) Tuisl. — Иранский вид. В Иране известен из Центрального Остана и из Мазандарана, а в СССР пока найден в северо-западном Копетдаге в урочище Тргой, где растет по выходам пестроцветов в нижней полосе пояса арчевников.

Lactuca rosularis Boiss. — Иранский вид. В СССР известен лишь из одного пункта в Кюрендаге (урочище Эзет), где растет по засоленным пестроцветным глинам. Указание на произрастание этого вида в Каракумах ошибочно, однако близкие формы известны из южного Памиро-Алая.

Г. Виды, численность особей которых сокращается в пределах всего (часто достаточно обширного) ареала и явно находящиеся в неблагоприятных условиях в Кюрендаге и других низкогорьях северо-западного Копетдага вследствие хозяйственной деятельности человека.

Anogramma leptophylla (L.) Link. — Древнесредиземноморский вид, едва заходящий в Атлантическую Европу, ареал которого характеризуется резкими дизъюнкциями. В СССР известен в Крыму, в Закавказье, где очень редок, а также в Западном Копетдаге близ пос. Арчман. Найден в хр. Кюрен (урочище Даната) по трещинам скал и карстовым воронкам на высоте 450—500 м над ур. м., в полосе разреженного шибляка. Включен в «Красную книгу СССР».

Juniperus turcomanica B. Fedtsch. — Копетдаг-хорасанский вид, местообитания которого в Копетдаге и Хорасане чрезвычайно сильно нарушены. Несмотря на то что в пределах достаточно обширного ареала вида еще сохранились в наиболее мало доступных местах естественные ценозы с высоким обилием вида — эдификатора, общее состояние арчевников Копетдага весьма тревожное. Особенно же напряженным оно является в северо-западном Копетдаге, где арча уничтожена в прошлом во всех доступных местообитаниях в нижней части и без того редуцированного здесь пояса арчевников (в силу также и естественных причин — низкой высоты гор, общего недавнего иссушения региона, приуроченности арчи к узкому диапазону эдафических условий). Ныне арча здесь представлена в основном на каменистых склонах гор, на обнажениях коренных пород (известняки, мергели, гипсоносные известняки и т. д.). Однако, как это можно наблюдать в урочище Тргой, арча хорошо развивается и на пестроцветных глинах, поэтому несомненно, что ранее высотный диапазон ее был значительно шире (за счет обитаний на более низких гипсометрических отметках, и в том числе на пестроцветах).

Rhizocephalus orientalis Boiss. — Восточно-средиземноморский вид, в Туркмении, как и в Средней Азии в целом, находящийся на границах ареала и весьма редкий. В Копетдаге известен только из окрестностей пос. Прохладный, а в исследованном нами регионе — только близ родника Кушлюк. По всему ареалу приурочен к специфическим местообитаниям на влажных слабозасоленных почвах близ водоемов и родников.

Cladium mariscus (L.) Pohl subsp. *martii* (Roem. et Schult.) Egor. — Преимущественно древнесредиземноморский подвид европейско-древнесредиземноморского вида с резко дизъюнктивным ареалом и специфической приуроченностью к сильноминерализованным водным источникам. В районе исследования отмечены только у выхода родника Обой. Включен в «Красную книгу СССР».

Eremurus luteus Baker. — Хорасан-копетдагско-горносреднеазиатский вид с резко дизъюнктивным ареалом от Копетдага до Гиндукуша и Киргизского Алатау. В районе исследования известен только из района родника Обой, где растет на пестроцветах. По всему ареалу приурочен к специфическим условиям значительного гипсового засоления. Весьма декоративен.

Tulipa micheliana Th. Hoog. — Копетдаг-западно-памироалайский вид с дизъюнктивным ареалом преимущественно в низкогорных и среднегорных массивах. В районе исследования распространен повсеместно, но весьма редко в группировках фриганоидов, шибляка и арчевников как на каменистых, так и на мелкоземистых участках, а также на пестроцветных породах. Прекрасное декоративное и пищевое растение, широко используется населением в пору цветения.

T. hoogiana B. Fedtsch. — Копетдаг-хорасанский вид, наиболее сохранившаяся часть ареала которого охватывает среднегорья Западного Копетдага. В районе исследования отмечен рассеянно, но еще не редок в группировках фриганоидов, шибляка и арчевников. Прекрасное декоративное растение, в пору цветения усиленно истребляемое, в том числе — на продажу.

Hyacinthus litwinowii Czernjak. — Западно-копетдагский вид, в районе исследования растущий только в арчевниках хр. Тргой и урочища Кизиларват. Ценное декоративное растение.

Muscari leucostomum Woronow ex Czernjak. — Иранский, по-видимому, дизъюнктивный и редко встречающийся в пределах ареала вид. В «Определителе растений Средней Азии» (1971) и «Определителе растений Туркменистана» (1978) отождествлен с *M. bucharicum* Regel, однако без достаточных на то оснований. В районе исследований найден только в хр. Тргой, в группировках шибляка на мелкоземистых склонах.

Ficus carica L. — Восточно-средиземноморский вид, рано вошедший в культуру и дичающий в пределах вторично культурного ареала. Первичный ареал вида дизъюнктивный (от Балкан и Синая до Гималаев), причем копетдагский участок принадлежит к числу наиболее полно сохранившихся участков первичного ареала. В районе исследований отмечен редко, несколько деревцев сохранилось в урочищах Даната, Байрамдурды и Дуечи на темно-серых осыпнощебнистых склонах в составе разреженных группировок шибляка. Включен в «Красную книгу СССР».

Clematis ispahanica Boiss. — Иранский вид, находящийся в Копетдаге на северо-восточных пределах ареала. В районе исследования известен только в урочище Искандер, где растет по сухим щебнисто-каменистым, осыпным склонам вблизи выхода родника и по бортам долин временных водотоков. Общее число кустов не превышает 20.

Glaucium oxylobum Boiss. et Buhse. — Иранский (центрально-иранско-копетдаг-хорасанский) вид, встречающийся в СССР только в Копетдаге, преимущественно в Западно-копетдагском флористическом округе. В районе исследования известен из урочищ Узунсу, Искандер, Бки, Маргыз, Хафидаг, Акооба, где растет в группировках фриганоидов, в основном на выходах палеогеновых глин, реже — на мелкоземистых склонах лёссовых адыров. Ценное декоративное растение, первые опыты интродукции которого в Центральном ботаническом саду АН ТССР были успешными.

Astragalus pendulinus M. Pop. et B. Fedtsch. — Копетдагский вид, редкий в пределах всего ареала. В районе исследований встречается в нескольких урочищах, где приурочен к выходам палеогеновых глин и каменистым склонам в полосе контакта шибляка и арчевников. Обособленный в системе рода вид, имеющий большое научное значение.

A. spinescens Bunge. — Дизъюнктивный иранско-среднеазиатский вид, известный в СССР только из северо-западного Копетдага и западной части Ферганской долины. В районе исследования отмечен только в Кюрендаге (урочища Дузлычай, Темендере, Нарпызлы, Зеленая долина). Растет на сухих каменисто-щебнистых склонах в группировках фриганоидов.

Oxytropis suavis Boriss. — Редкий копетдагский вид, на исследованной территории найден только в урочище Казанджик, где растет в группировках шибляка и арчевников.

Malacocarpus crithmifolius (Retz.) C. A. Mey. — Представитель монотипного южнотуранско-иранского рода — одного из двух родов сем. *Peganaceae*, по своим признакам промежуточного между крупными семействами *Zygophyllaceae* s. str. и *Rutaceae*. Ареал вида резко дизъюнктивный. Северные пределы его находятся на Мангышлаке и восточных чинках Устюрта, южнее вид встречается в Большом Балхане и Малых Балханах, Западном Копетдаге, на Красноводском плато и Мешед-Мессерианской равнине, а также в немногих пунктах Каракумов и Южного Кызылкума. Южные пределы ареала находятся в Бадхызе и Восточном Хорасане, а также северном Афганистане, а одно реликтовое местонахождение вида известно также с северного склона Туркестанского хребта в бассейне р. Исфара (низовья р. Урта-Чашма). В пределах всего ареала отмечен преимущественно в тени скал, на каменистых осыпях, нередко у выхода родников или (в Афганистане) в условиях развития тугайной растительности. В районе исследования — у родников в ряде урочищ. Резко обособленный в системе вид, несомненно реликт былых более богатых группировок тугаев неогена Средней Азии и Ирана. Ценное пищевое и декоративное растение, культура которого была успешно освоена в Ташкентском ботаническом саду АН УзССР (Мурзова, 1958). Включен в «Красную книгу СССР».

Alcea nikitinii Iljin. — Копетдагский вид, редкий в пределах всего ареала. В северо-западном Копетдаге встречен только в урочище Джекирдекли, по выходу временного водотока в составе группировок разреженного шибляка.

Vitis vinifera L. — Восточно-средиземноморский вид, широко вошедший в культуру и вторично дичающий. Первичный ареал вида определить чрезвычайно трудно, но, по-видимому, он охватывал немногие участки Восточного Средиземья и особенно пригималайских стран. В Копетдаге, вероятно, нет ни одного пункта первичного ареала дикорастущего *V. vinifera*, все местонахождения последнего являются результатом одичания культурного винограда. Это особенно понятно в связи с нахождением в Западном Копетдаге в диком состоянии близкого вида *V. sylvestris* C. C. Gmel. Тем не менее в районе исследований найден именно одичавший *V. vinifera*, существующий здесь в группировках разреженного шибляка в урочищах Ягыт и Тайтыовлак.

Tamarix androssowii Litv. — Южнотуранский, редкий в пределах всего ареала вид. В районе исследования встречается в урочищах Обой и Казанджик на засоленных щебнистых склонах. Усиленно вырубается на топливо и ранее несомненно был распространен в горах северо-западного Копетдага значительно шире.

Punica granatum L. — Восточно-средиземноморский (по-видимому, ирано-пригималайский) вид, широко вошедший в культуру и вторично дичающий в пределах культурного ареала. В Копетдаге — один из наиболее сохранившихся участков первичного ареала вида близ северных пределов его распространения. В районе исследования крайне редкое растение, найдено лишь 8 кустов в урочище Ягыт, где они образуют небольшую самостоятельную группировку на глинисто-щебнистом склоне. Ценное плодовое и лекарственное растение. Включен в «Красную книгу СССР».

Chamaegeron oligocephalus Schrenk. — Ирано-туранский резкодизъюнктивный вид, в районе исследования встречающийся только в урочищах Обой и Тргой на выходах пестроцветных пород, в небольшом числе экземпляров.

Amberboa amberboi (L.) Tzvel. — Преимущественно южно-гирканский вид, встречающийся также в отдельных пунктах Устюрта и Мангышлака. В северо-западном Копетдаге находится массовый центр распространения вида. Здесь это растение пока еще нередко, причем растет совместно с близкими видами *A. turanica* Iljin и *A. nana* Iljin. Перспективное декоративное и красильное растение, успешно испытанное в культуре в условиях Ашхабада. Природные популяции вида — ценный источник для селекции при введении в культуру в качестве декоративного.

Д. Виды, редкие в районе исследований и именно в данном районе потенциально уязвимые вследствие особенностей их биологии и экологии, а также особенностей хозяйственной деятельности человека в регионе.

Adiantum capillus-veneris L. — Древнесредиземноморский вид. Три местонахождения в районе (на родниках Нарпызлы, Гаранынсувы и Карагез).

Elytrigia elongata (Host) Nevski. — Европейско-древнесредиземноморский вид. В районе только у выхода родника Джекирдекли (одно из двух известных местонахождений в Туркмении и, по-видимому, единственное природное, а не результат заноса). Кормовое.

Allium kopetdaghense Vved. — Копетдагский, преимущественно среднегорный вид. В районе только на каменисто-щебнистых склонах в урочище Секизхан.

A. iliense Regel. — Среднеазиатский предгорный вид с дизъюнктивным ареалом. В районе только на глинистых склонах в урочище Кушлюк (крайне западная граница распространения вида).

Populus euphratica Oliv. — Ирано-туранский вид. Несколько деревьев в урочищах Обой и Ягыт, по сухим руслам. Несомненно, это остатки былых более богатых тугаев. Усиленно вырубается на топливо.

Salix acmophylla Boiss. — Ирано-туранский вид. В районе исследований в урочищах Даната, Обой и других, на выходах временных водотоков и по руслам источников. Повсеместно обезображен рубкой на хозяйственные нужды.

Atraphaxis seravschanica Pavl. — Копетдаг-горно-среднеазиатский вид, однако популяции Западного Копетдага заслуживают дополнительного изучения для выяснения их отношения к эндемичному копетдагскому виду *A. kopetdag-*

hensis Kovalevsk. В районе исследования только в хр. Тргой в полосе разреженного шибляка и арчевников (крайнее западное местонахождение вида).

Berberis crataegina DC. — Иранский вид. Только в хр. Тргой на мелкоземисто-глинистых склонах в разреженном шибляке.

Amygdalus communis L. — Восточно-средиземноморский вид, широко вошедший в культуру и нередко дичающий. В районе исследования только близ родника в урочище Ягыт в разреженном шибляке (всего четыре угнетенных деревца, по-видимому, результат бывшей культуры).

Cercis griffithii Boiss. — Иранский (копетдаг-хорасанско-южно-памироалайский) вид, рано вошедший в культуру и, таким образом, несколько расширивший ареал (в Южном Закавказье и в Западном Тянь-Шане). В районе исследования в урочище Искандер в группировках шибляка (северо-западные местонахождения первичного ареала вида).

Caragana grandiflora (Bieb.) DC. — Сарматско-циркумгирканский вид. В районе исследований в урочищах Зеленая долина, Обой, Казанджик (восточная граница распространения вида в Туркмении).

Astragalus sericopetalus Trautv. — Копетдагский вид. В районе исследования отмечен только на каменистых склонах урочища Парау, в разреженном шибляке (крайнее западное местонахождение вида).

Acer turcomanicum Pojark. —Копетдаг-хорасанский вид. Только в хр. Тргой, в арчевниках (крайнее западное местонахождение вида).

Thymus transcaspicus Klok. — Копетдагский вид. В районе исследования встречен очень редко, в урочищах Дуечи и Кюрен, в арчевниках. Используется в качестве заменителя чая (народное название — кэклик оты, «куропаткина трава»)

Varthemia persica DC. — Иранский вид. В районе исследования в урочищах Кизиларват, Дуечи, Тргой, на скалах и каменистых склонах в полосе разреженного шибляка и арчевников (наряду с местонахождениями в районе Бами-Бахардена на северных пределах распространения вида).

Cousinia oredoxa Bornm. et Sint. — Копетдагский вид. В урочище Искандер на темно-серых мелкоземисто-осыпных склонах в группировках разреженного шибляка (крайнее западное местонахождение вида).

Помимо перечисленных выше видов, следует упомянуть также о нахождении в районе исследования целого ряда видов, редких для Туркмении (которые, однако, вероятно, просматриваются коллекторами), таких, как *Paracaryum glochidiatum* (Bunge) H. Riedl, *Crucianella chlorostachys* Fisch. et Mey., *Zoegea baldschuanica* C. Winkl., *Sonchus transcaspicus* Nevski.

Следует сказать и о том, что некоторые достаточно обычные виды северо-западного Копетдага сильно страдают от перевыпаса или порубок на топливо. Даже популяции черного саксаула или ряда видов полыни сильно нарушены в настоящее время. Вышеохарактеризованные 68 видов (около 8 % от общего числа видов, уже известных в регионе), как можно видеть из изложения, в большей части своей никогда не предлагались для охраны. В «Красной книге СССР» фигурируют лишь 6 видов из нашего списка, причем далеко не те виды, которые являются наиболее уязвимыми или даже находятся под непосредственной угрозой исчезновения из состава флоры СССР. В связи с этим можно утверждать, что виды выделенной нами категории А соответствуют 2-й категории шкалы МСОП, категории Б — 3-й категории шкалы МСОП и безусловно заслуживают включения в «Красную книгу СССР» в полном объеме (22 вида, из которых лишь один уже включен в «Красную книгу СССР»). Виды категорий В и Г, по-видимому, в значительной мере соответствуют 4-й категории шкалы МСОП и должны в том или ином виде быть защищены при региональной организации охраны (5 видов из них, однако, включены и в «Красную книгу СССР»). И лишь для 16 видов категории Д форма охраны должна быть выбрана с учетом чисто местных условий.

Сосредоточение в регионе исследования столь значительного числа видов, подлежащих охране в государственных (и республиканских) масштабах, позволяет нам предложить и некоторые территориальные формы охраны, наиболее целесообразные для сохранения всего комплекса природной среды этого уникального в СССР региона и для сохранения основной части вышеохарактеризованных видов.

1. Совершенно необходимым представляется выделение на правах особого участка Сюнт-Хасардагского заповедника территории, включающей низкогорно-среднегорные массивы Маргыз и Тргой или части ее с обязательным охватом всей системы поясности растительного покрова.

2. Следует также выделить не менее трех ботанических заказников со специальным режимом использования в урочищах Акооба (для охраны *Reaumuria botschantzevii*), Даната—Обой (для охраны комплекса эндемичных и редких видов Кюрендага) и Искандер—Узунсу (для охраны комплекса видов Передового хребта).

3. Целесообразно вновь поставить опыты по культивированию в условиях Центрального ботанического сада АН ТССР и широкому распространению семенного материала, полученного в условиях культуры, таких видов, как *Cleome turkmena*, *Erysimum kerbabaevii*, *Ferula karakalensis*, *F. plurivittata*, *Homalodiscus ochradeni*, *Viola karakalensis*, *Glaucium oxylobum*, *Astragalus pendulinus*, *A. spinescens*, *Malacocarpus crithmifolius*, *Chamaegeron oligocephalus*, *Amberboa amberboi*.

ЛИТЕРАТУРА

Бабаев А. Г., Дурдыев Х. Д. Краткая физико-географическая характеристика Западного Копетдага. — В кн.: Природа Западного Копетдага. Ашхабад: Ылым, 1982, с. 7—19. — *Горелова Т. Г., Камелин Р. В.* О современном состоянии редких и эндемичных видов растений Бадхыза. — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1978, № 4, с. 26—33. — *Курбанов Дж.* Новые данные о *Homalodiscus ochraideni* Boiss. (*Resedaceae*). — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1981, № 4, с. 93—95. — *Мурзова Р. М.* Мягкоплодник критмолистный — *Malococarpus crithmifolius* (Retz.) С. А. М. и биологические предпосылки к введению его в культуру: Автореф. дис.... канд. биол. наук. Ташкент, 1958. 16 с. — *Никитин В. В., Мурадов К. М., Клюшкин Е. А.* Эндемичные и редкие виды флоры Туркменистана. — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1978, № 4, с. 11—25. — *Определитель* растений Средней Азии, т. 2. Ташкент: Фан, 1971. 364 с. — *Определитель* растений Туркменистана, т. 1. Ашхабад: Ылым, 1978. 329 с. — *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии. — Бюл. Среднеаз. днев., 1927, вып. 15, с. 239—290. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 263 с. — *The biological* aspects of rare plant conservation. Proc. Int. Conf., Cambridge, 14—19 July, 1980/ Ed. Synge Hugg. Chichester e. a.; John Wiley a. Sons, 1981, XXVIII. 588 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Центральный ботанический сад АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 27 III 1984.

УДК 581.11 : 581.526.33 : 631.86

Бот. журн., т. 70, № 3

А. Т. Рахманина

ИЗМЕНЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ БОЛОТ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ СУПЕРОПТИМАЛЬНЫХ ДОЗ ОРГАНИЧЕСКИХ УДОБРЕНИЙ

A. T. RAKHMANINA. CHANGES IN SOME INDICES OF SWAMP PLANT WATER REGIME AS AFFECTED BY SUPEROPTIMAL DOSES OF ORGANIC FERTILIZERS

Для изучения влияния сточных вод крупного свиноводческого комплекса в Ленинградской обл. на водообмен растений, произрастающих в районе его действия, был произведен одноразовый слив свежей навозной жижи, доставленной с комплекса, на участок мезотрофного болота, развившегося на месте выработанного карьера. В сливе было внесено в пересчете на 1 га 1500 кг N. У трех видов растений, относящихся к разным жизненным формам, — клюквы болотной, пушицы влагалищной и березы пушистой — были изучены четыре показателя водного режима: содержание воды, интенсивность транспирации, реальный водный дефицит и водоудерживающая способность. Наблюдения за действием сточных вод после одноразового их внесения в 1981 г. были проведены в течение 1981—1983 гг.

Показано, что сильно завышенная доза органических веществ, внесенных со сливом, сразу оказала отрицательное действие на водный режим клюквы. Крайне затруднительный водообмен у нее сохранялся на протяжении всего вегетационного периода 1981 г. Водообмен березы пушистой в течение первого года действия сточных вод ухудшался постепенно; наиболее заметное ухудшение наступило спустя 15—20 дней после залива и длилось до конца вегетационного сезона 1981 г. Навозный сток в первый же год оказал благоприятное действие на водный режим пушицы. К концу второго и особенно третьего года у клюквы и березы произошла реабилитация их водного состояния — водообмен возвратился к нормальному состоянию. Водный режим пушицы по-прежнему оставался благоприятным. Проведенный опыт свидетельствует о разном отношении растений к высокой, хотя и одноразовой нагрузке сточных вод свиноводческого комплекса.

Положительное действие навоза и навозной жижи в качестве полного органического удобрения на рост, развитие и урожайность сельскохозяйственных, а также луговых и пастбищных растений хорошо известно (Прянишников, 1952; Ларин, 1956; Журбицкий, 1963; Торин, Петербургский, 1966, и др.). Много работ и по влиянию минеральных удобрений на водный режим сельскохозяйственных растений (Максимов, 1952; Сабинин, 1955; Алексеев, Гусев, 1957; Петинов, 1959, 1968; Сказкин, 1963; Слухай, 1983; Слухай, Петренко, 1983, и мн. др.).

Исследований влияния минеральных веществ на водный режим растений природной флоры в их естественной обстановке, напротив, мало, и они затрагивают отдельные стороны жизнедеятельности растений, например у луговых и лесных видов выясняли взаимоотношения в фитоценозе (Дараган-Сущева, Сметанникова, 1963; Колесникова, 1963; Корякина, 1964; Абражко, 1983, и др.) или у болотных растений выявляли причины их ксероморфности (Firbas, 1931; Marthaler, 1939; Müller-Stoll, 1947; Simonis, 1948; Миллер, 1963а; Гордеева, 1981а,б).

Работы по выяснению особенностей водного режима растений при воздействии на них органических удобрений вообще отсутствуют. Нет работ и о влиянии на водный режим растений жидких стоков крупных животноводческих и свиноводческих комплексов, вводимых в строй для успешного выполнения Продовольственной программы, принятой на Пленуме ЦК КПСС (май 1982 г.). Влияние стоков этих комплексов изучается довольно разносторонне лишь в гигиеническом аспекте, с позиций охраны окружающей среды и т. п. (Мироненко и др., 1980). Однако нет еще конкретных полевых исследований о воздействии навозных стоков на растительный покров, окружающий комплексы, поэтому в целях установления влияния сточных вод крупного свиноводческого комплекса на окружающую растительность Лаборатория растительности лесной зоны Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) с 1978 по 1984 г. проводила комплексное стационарное изучение экологии растений и растительного покрова вблизи недавно вступившего в строй одного из крупнейших на северо-западе европейской части РСФСР свиноводческого комплекса на 108 тыс. голов свиней, расположенного во Всеволожском р-не Ленинградской обл. (Боч, Кузьмина, 1983).

Мы изучали водный режим растений избыточно влажных местообитаний — будущих фильтраторов сточных вод свиноводческого комплекса. Под прямым влиянием сточных вод комплекса находятся далеко не все растения и растительные сообщества, встречающиеся в районе стационара, поэтому в 1981 г. был поставлен эксперимент по кратковременному, но сильному воздействию сточных вод на одном из участков переходного осоково-сфагнового Борисовского болота. Подобные болота занимают значительные площади на северо-западе РСФСР. Подробное геоботаническое описание Борисовского болота приведено в работе В. А. Смагина (1982), а условия и место эксперимента описаны в статье М. С. Боч и Е. О. Кузьминой (1983). Они отмечают, что экспериментальный участок исследованного мезотрофного болота является заросшим ранее выработанным торфяным карьером. Основное пространство здесь занимают на ровных местах асс. Carex rostrata — Viola palustris — Sphagnum fimbriatum (уровень воды — на глубине от 17 до 10 см, мощность торфа — 25 см), а на грядах-бровках и кочках — асс. Betula pubescens — Calluna vulgaris — Molinia coerulea — Sphagnum papillosum, уровень воды — 40 см (более подробно схему размещения ассоциаций на экспериментальном участке см.: Боч, Кузьмина, 1983). 5 VII 1981 окраинная часть экспериментального участка с фрагментами двух названных ассоциаций была залита навозной свиной жижей, доставленной с комплекса. Ширина полосы залива составляла 2—3, длина — 10 м, толщина слоя стока — 3—5 см. Как отмечают Боч и Кузьмина, такой залив имитирует обычную форму и размеры слива сточных вод животноводческих комплексов. Норма аммиачного азота в нашем опыте оказалась очень высокой — 154 г/м^2, что в 10 раз больше, чем дозы аммиачного азота, обычно вносимые с минеральными удобрениями. Навозная жижа — это главным образом азотисто-калийное быстродействующее удобрение, питательные вещества в ней находятся в растворимой форме (Прянишников, 1952; Ларин, 1956). М. А. Мироненко и др. (1980) также отмечают, что в сливных навозных стоках более всего содержится азота (1500—1696 мг/л), калия (626—940 мг/л) и заметно меньше — фосфора (430—620 мг/л). В стоках много взвешенного осадка, высокая концентрация растворимых веществ, которые почти наполовину состоят из органических веществ. Сточные воды имеют слабощелочную реакцию и выраженный бикарбонатный состав с преобладанием главным образом солей калия, азота и кальция.

В качестве объектов наблюдений за действием сточных вод на водный режим растений переходного болота были выбраны следующие виды трех разных жизненных форм: летне-зимне-зеленое травянистое растение — пушица влагалищная *Eriophorum vaginatum* L., вечнозеленый кустарничек — клюква болотная *Oxycoccus palustris* Pers. и листопадное дерево — подрост (возраст — 16 лет) березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., широко распространенные не только на болотах, но и в заболоченных лесах изученного района.

Чтобы определить наиболее сильное, но не губительное действие внесенных сточных вод на водный режим растений (что необходимо для дальнейших наблюдений за ними), мы так же, как и Боч и Кузьмина, в своих исследованиях выбрали 4 участка, находящиеся на расстоянии от зоны слива сточных вод в 1.5 м[1] (согласно данным этих авторов, мхи здесь погибают); в 4 м (мхи перестраивают свою дернину); в 7 м (мхи безразличны к сливу), а также в 20 м (отсутствие влияния удобрений на растения, контрольный участок).

На всех четырех участках спустя 3 дня после залива мы провели одновременные наблюдения за следующими показателями водного режима упомянутых выше растений: содержание воды в листьях (общепринятая методика), интенсивность транспирации (по: Иванов и др., 1950), реальный водный дефицит (по: Cătský, 1960, с добавлениями Абражко, 1970), водоудерживающая способность (по: Ничипорович, 1926). Согласно А. М. Алексееву и Н. А. Гусеву (1957), М. С. Миллер (1963а, б), В. И. Абражко (1983) и многим другим исследователям, эти показатели вполне отражают состояние водного обмена при влиянии на него минерального питания. Наблюдения в этот и последующие сроки проводили 3 раза в день: в 9, 13 и 19 ч в теплые солнечные дни со среднесуточной температурой воздуха 19—24 °С и относительной влажностью воздуха 45—69 %. У *Oxycoccus palustris* в опыте учитывали листья текущего года, у *Eriophorum vaginatum* — весенне-летние, у *Betula pubescens* — листья верхушечного побега.

При первом наблюдении было выявлено, что наиболее заметные изменения всех показателей водного режима обследованных растений (клюква, береза) имеются у особей, находящихся на расстоянии 1.5 м от места слива (табл. 1). Хотя здесь водный обмен растений, как, например, у клюквы, был крайне затрудненный (по сравнению с контролем), однако их рост хотя и сильно замедлился, но не прекратился. В 4 м от зоны слива состояние водообмена у растений было менее напряженным, чем на расстоянии 1.5 м, а в 7 м отдельные показатели водного режима мало отличались от таковых у растений, находящихся в 20 м, поэтому чтобы наиболее эффективно проследить за продолжающимся действием навоза, мы выбрали для последующих наблюдений 2 варианта: 1.5 м от слива (опыт) и 20 м от слива (контроль).

В 1981 г. мы проводили наблюдения в июле, августе и сентябре. Наблюдения показали, что кратковременное прямое воздействие жидкого свиного навоза на растения переходного болота в первый год отрицательно влияло на березу и особенно на клюкву. В листьях клюквы в первые сроки наблюдений (10 VII и 20 VII) резко сократилось содержание воды (на 20 %), в 2 раза уменьшилась интенсивность транспирации, скорость потери воды увеличилась почти наполовину, реальный водный дефицит возрос до 8—10 раз (табл. 2). В августе и даже в сентябре водный режим оставался все еще напряженным.

---

[1] Ближе к месту слива — в 0.5—0.7 м от него — на листьях изученных нами растений были отмечены сильные ожоги (особенно у клюквы и березы), а также гибель отдельных экземпляров клюквы и одного экземпляра подроста березы.

В листьях верхушечного побега *Betula pubescens* при наблюдении 10 VII в 2 раза уменьшилась лишь интенсивность транспирации при сохранении нормального оводнения и обычного для нее водного дефицита. Но уже спустя 10 дней в листьях березы на 10 % уменьшилось оводнение, возрос в 2—2.5 раза дефицит воды, почти в 3 раза снизилась интенсивность транспирации и в 2 раза усилилась скорость потери влаги. Пониженный водообмен в листьях березы, так же как и клюквы, сохранился в августе и сентябре (табл. 3). У этих видов изменения в показателях водного режима отразились не только в цифрах, средних за день, но были хорошо заметны в отдельные часы наблюдений (табл. 2 и 3).

ТАБЛИЦА 1

Изменения отдельных показателей водного режима у *Oxycoccus palustris* в зависимости от расстояния от места внесения навозной жижи (8 VII 1981)

Расстояние, м	Содержание воды, % от сыр. веса	Интенсивность транспирации, мг/г сыр. веса·ч	Реальный водный дефицит, % от полного насыщения	Потеря воды за 3 ч завядания, % от полного насыщения
1.5	54	203	24	50
4	69	500	7	35
7	78	441	4	30
20	76	424	3	30

В то же время на *Eriophorum vaginatum* разовое сильное воздействие навозных стоков не оказало столь вредного влияния. Более того, можно сказать, что на *E. vaginatum* навозные стоки оказали благоприятное действие. Во все сроки наблюдений в опыте у растений этого вида немного увеличилось содержание воды, возросла интенсивность транспирации, а водоудерживающая способность осталась прежней (табл. 4). В отдельные часы отмечали возрастание реального водного дефицита, но в среднем за день он был близок к контрольному.

В 1982 г. (15 VI, 10 VII и 16 VIII) у изучаемых видов были вновь проведены наблюдения за содержанием воды, интенсивностью транспирации и водным дефицитом (но без учета водоудерживающей способности), которые показали, что спустя 1 год у всех трех видов в опыте водообмен улучшился: значительно уменьшился водный дефицит, увеличились содержание воды и интенсивность транспирации (например, наблюдения 10 VII 1982, табл. 5). Как видно из табл. 5, улучшение водного обмена заметнее всего наступило у клюквы, водный режим которой с 1981 г. вблизи слива навозных стоков был сильно изменен (ср. табл. 2—4 и 5). У этого вида вновь приблизились к норме оводненность листьев, интенсивность транспирации и водный дефицит (Рахманина, 1982). Надо сказать, что в 1982 г. у всех трех видов во все сроки наблюдений в опыте водообмен был менее напряженным, чем в контроле, где все показатели водного режима были подавлены (понижены) (табл. 5, 6). Судя по отдельным показателям водного режима, пушица под влиянием навозных стоков в 1982 г. по-прежнему не испытывала затруднений в водоснабжении. У этого вида в опыте по сравнению с контролем водообмен так же, как и в 1981 г., был более интенсивным.

В 1983 г. для выяснения отдаленного по времени действия навозных стоков на растения болот в июне, июле и августе были повторены наблюдения за содержанием воды, интенсивностью транспирации и водным дефицитом растений. В сухое и теплое лето 1983 г. с большим сухим периодом и даже кратковременной засухой высокая, хотя и кратковременная доза жидкого свиного навоза, внесенная на переходное болото в 1981 г., оказала положительное влияние на

ТАБЛИЦА 2

Изменения отдельных показателей водного режима листьев текущего года *Oxycoccus palustris* в опыте и контроле (1981 г.)

Варианты опыта	Содержание воды, % от сыр. веса				Интенсивность транспирации, мг/г сыр. веса·ч				Реальный водный дефицит, % от полного насыщения				Потеря воды за 3 ч завядания, % от полного насыщения
	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	
						10 июля							
Опыт	54	53	50	52	372	320	176	289	28	24	26	26	45
Контроль	76	73	73	74	552	534	344	477	4	1	4	3	30
						20 июля							
Опыт	54	53	51	53	786	482	175	481	33	28	26	29	45
Контроль	73	71	70	71	1256	510	337	701	3	2	4	3	35
						5 августа							
Опыт	60	55	53	56	360	280	200	280	28	24	18	23	50
Контроль	66	66	65	66	447	968	269	561	7	7	9	8	42
						5 сентября							
Опыт	60	53	53	55	310	295	134	246	22	26	16	21	52
Контроль	62	61	62	62	167	568	114	283	3	13	8	8	50

ТАБЛИЦА 3

Изменения отдельных показателей водного режима листьев верхушечного побега *Betula pubescens* в опыте и контроле (1981 г.)

Варианты опыта	Содержание воды, % от сыр. веса				Интенсивность транспирации, мг/г сыр. веса·ч				Реальный водный дефицит, % от полного насыщения				Потеря воды за 3 ч завядания, % от полного насыщения
	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	
						10 июля							
Опыт	64	60	59	61	375	528	223	375	12	14	12	13	30
Контроль	65	63	65	64	842	983	343	723	10	16	12	13	20
						20 июля							
Опыт	55	50	45	50	130	473	114	239	25	40	32	32	55
Контроль	63	62	60	62	774	893	294	654	13	18	16	16	25
						5 августа							
Опыт	55	52	50	52	299	497	227	341	30	36	31	32	55
Контроль	60	58	59	59	798	1546	603	982	15	21	16	17	40
						5 сентября							
Опыт	56	55	53	55	137	208	117	154	25	30	25	27	53
Контроль	58	58	59	58	244	499	202	315	15	18	16	16	50

водный режим изучаемых растений. У них по сравнению с растениями тех же видов, произраставшими на контрольном участке, содержание воды в листьях было постоянно на 10—15 % больше, водный дефицит в течение всего лета в 2 раза меньше, интенсивность транспирации в 1.5—2 раза выше, т. е. водный обмен растений, произраставших без воздействия свиного жидкого навоза, в течение засушливого периода лета был более затрудненным и неблагоприятным по сравнению с водным режимом растений, испытавших внесение сточных вод (табл. 7). Это особенно касается водообмена клюквы и березы. По нашим

ТАБЛИЦА 4

Изменения отдельных показателей водного режима весенне-летних листьев *Eriophorum vaginatum* в опыте и контроле (1981 г.)

Варианты опыта	Содержание воды, % от сыр. веса				Интенсивность транспирации, мг/г сыр. веса·ч				Реальный водный дефицит, % от полного насыщения				Потеря воды за 3 ч завядания, % от полного насыщения
	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	9 ч	13 ч	19 ч	среднее за день	
						10 июля							
Опыт	67	66	67	67	335	298	148	260	12	11	11	11	30
Контроль	65	65	66	65	236	278	111	208	13	9	6	9	26
						20 июля							
Опыт	70	69	70	70	665	343	273	427	12	11	10	11	35
Контроль	66	65	65	65	531	262	213	335	5	7	2	5	33
						5 августа							
Опыт	71	68	65	68	745	416	178	446	6	12	10	9	38
Контроль	65	66	67	66	537	247	172	319	5	8	7	7	35
						5 сентября							
Опыт	66	61	63	63	356	420	144	307	7	10	9	9	40
Контроль	62	61	62	62	254	310	85	216	9	6	9	8	40

ТАБЛИЦА 5

Изменения отдельных показателей водного режима растений переходного болота в опыте и контроле (10 VII 1982)

Часы наблюдений	*Betula pubescens* — листья верхушечного побега		*Oxycoccus palustris* — листья текущего года		*Eriophorum vaginatum* — весенне-летние листья	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
			Содержание воды, % от сыр. веса			
9	70	66	82	76	63	61
13	67	61	81	73	62	60
19	68	62	81	73	63	61
Среднее за день	68	63	81	74	63	61
			Интенсивность транспирации, мг/г сыр. веса·ч			
9	438	450	711	309	180	101
13	1127	239	1163	804	282	221
19	206	95	566	294	148	156
Среднее за день	590	261	813	469	203	159
			Реальный водный дефицит, % от полного насыщения			
9	14	17	2	8	5	12
13	21	27	4	10	11	15
19	20	21	3	7	9	10
Среднее за день	18	22	3	8	8	12

ТАБЛИЦА 6

Изменения показателей водного режима у растений переходного болота в опыте и контроле 15 VI и 16 VIII 1982 (среднее за день из трех сроков наблюдений)

Показатель	*Betula pubescens* — листья верхушечного побега				*Oxycoccus palustris* — листья текущего года				*Eriophorum vaginatum* — весенне-летние листья			
	15 VI		16 VIII		15 VI		16 VIII		15 VI		16 VIII	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Содержание воды, % от сыр. веса	72	70	70	67	76	73	73	72	69	67	62	61
Интенсивность транспирации, мг/г сыр. веса·ч	216	185	315	257	407	371	375	320	345	290	307	260
Реальный водный дефицит, % от полного насыщения	9	14	11	18	7	8	6	8	7	8	7	9

ТАБЛИЦА 7

Изменения отдельных показателей водного режима растений переходного болота в опыте и контроле (12 VII 1983)

Часы наблюдений	*Betula pubescens* — листья верхушечного побега		*Oxycoccus palustris* — листья текущего года		*Eriophorum vaginatum* — весенне-летние листья	
	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт	контроль
Содержание воды, % от сыр. веса						
9	74	66	79	68	65	63
13	73	65	77	68	63	61
19	74	66	79	68	64	63
Среднее за день	74	66	78	68	64	62
Интенсивность транспирации, мг/г сыр. веса·ч						
9	330	186	443	326	792	603
13	670	208	659	516	644	343
19	263	100	303	172	139	97
Среднее за день	421	165	468	338	525	348
Реальный водный дефицит, % от полного насыщения						
9	9	26	5	9	2	4
13	12	25	7	15	2	8
19	9	18	2	7	8	10
Среднее за день	10	23	5	10	4	7

наблюдениям, водообмен подроста березы в опыте 1983 г. мало отличался от водообмена подроста березы из елово-березового леса, где мы также вели наблюдения.

Водный режим пушицы на опытном участке в 1983 г. стал еще более интенсивным по сравнению с 1981 и 1982 гг. У этого вида к концу третьего года действия навозных стоков улучшилось не только оводнение листьев, но в них сильно снизился и водный дефицит (табл. 5, 7).

Таким образом, различные растения по-разному реагировали на воздействие высокой концентрации органических веществ. Водообмен у клюквы был сразу очень сильно нарушен, однако впоследствии возвратился к норме; у березы водообмен ухудшался постепенно, но также восстановился. У пушицы в опыте водообмен на протяжении 3 лет был благоприятнее, чем в контроле.

Улучшение водообмена, которое наступило у изученных растений в опыте на второй и особенно на третий год, показывает, что «. . .действие навозной жижи на растения всегда еще заметно на третий, а иногда даже на 4—5 год» (Ларин, 1956 : 293). То, что улучшение водообмена при разовом воздействии сточных вод наиболее заметно произошло в засушливое время, также подтверждается опытами многих ранее упомянутых авторов, изучавших влияние минерального питания на водный режим сельскохозяйственных растений при недостаточном водоснабжении. Как правило, в этом случае при внесении, например, обычных доз азота у растений происходят увеличение общего содержания воды, улучшение ее фракционного состава, повышение интенсивности транспирации и др. (Алексеев, Гусев, 1957). По данным Абражко (1983), в листьях овсяницы лесной из ельника черничника (Калининская обл.) в засушливый сезон при внесении нитратных удобрений снижаются водный дефицит и осмотическое давление клеточного сока.

Обращает на себя внимание, что пушица влагалищная уже с начала нашего опыта положительно реагировала на внесение навозных стоков. По наблюдениям G. T. Goodman и D. F. Perkins (1959, 1968a, b), главным лимитирующим элементом для роста пушицы влагалищной на болотах Англии является калий. По их данным, усиление роста побегов и увеличение их числа у этого вида происходило лишь при огромных дозах азота, в то время как активный их рост начинался при самых малых дозах калия. Они пишут: «. . .даже при малых его дозах калий в 2—3 раза больше действует, чем фосфор, и в 100 раз больше, чем азот» (Goodman, Perkins, 1968a : 680). Именно поэтому мы считаем, что огромный избыток азотистых веществ в стоках не повлиял отрицательно на водообмен пушицы.

В то же время избыток азота, внесенный вместе со стоками, вызвал на длительное время сильнейший водный стресс у клюквы и угнетение отдельных показателей водного режима у березы. По наблюдениям А. Ф. Черкасова с соавторами (Черкасов, 1977; Черкасов и др., 1981), А. В. Шерстениковой и Е. К. Шарковского (1981), В. Ф. Юдиной с соавторами (1983) и многих других азотные и азотно-калийные минеральные удобрения вызывают у клюквы болотной снижение массы ягод и урожая; более эффективны для усиления ее роста и урожая фосфорные или же фосфорно-калийные удобрения.

Алексеев и Гусев (1957) и многие другие исследователи показали, что избыточные дозы азота, калия и фосфора оказывают отрицательное действие на водообмен сельскохозяйственных растений: у них понижаются содержание воды и интенсивность транспирации, во фракционном составе воды преобладает «прочносвязанная» вода, увеличиваются водоудерживающая способность, осмотическое давление клеточного сока. Подавленный водообмен снижает, по мнению этих исследователей, устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям среды. Т. А. Работнов и Е. К. Ракитина (1976), а также М. М. Гордеева (1979, 1981а, б) обнаружили, что при длительном (в течение 3—5 лет) внесении повышенных доз минеральных удобрений на мезотрофное и олиготрофное сфагновые болота в Подмосковье клюква и пушица вытесняются другими более конкурентоспособными видами, в первую очередь вейником, кипреем и другими растениями. Боч и Кузьмина (1983) также отмечают, что часть опытного участка осоково-сфагнового сообщества вблизи слива сменилась осоково-вейниковым. При длительном функционировании свиноводческих и животноводческих комплексов постоянно возникают высокие нагрузки навозных стоков на окружающую их растительность, поэтому уже сейчас необходимо всесторонне изучать их влияние как на отдельные растения, так и на весь растительный покров, что важно для принятия своевременных мер по его охране и построения прогнозов об изменении растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко В. И. Влияние древостоев на водный дефицит и содержание воды в листьях и хвое подроста в биогеоценозах южной тайги. — В кн.: Фитоценология и биогеоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1970, с. 7—18. — *Абражко В. И.* Влияние конкуренции и условий минерального питания на водный режим трав. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 265—267. — *Алексеев А. М., Гусев Н. А.* Влияние минерального питания на водный режим растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 223 с. — *Боч М. С., Кузьмина Е. О.* Морфологическая структура сфагновых мхов в разных местообитаниях и ее изменение под влиянием органических удобрений. — Экология, 1983, № 3, с. 23—28. — *Гордеева М. М.* Изменение растительности мезотрофного сфагнового болота при длительном внесении удобрений. — Бот. журн., 1979, т. 64, № 11, с. 1658—1662. — *Гордеева М. М.* Изменение растительности олиготрофного сфагнового болота при внесении удобрений в подсеве трав. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1981а, т. 86, вып. 2, с. 88—99. — *Гордеева М.М.* Влияние минеральных удобрений на растительность сырого луга и болот: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1981б. 22 с. — *Дараган-Сущева А. Ю., Сметанникова А. И.* Об азотном обмене клевера красного и тимофеевки луговой в чистом и смешанных посевах в связи с некоторыми физиологическими показателями. — Тр. БИН АН СССР, 1963, сер. III, Геоботаника, вып. 14, с. 140—159. — *Журбицкий З. И.* Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 293 с. — *Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л.* О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 2, с. 171—185. — *Колесникова П. Д.* Влияние азотных удобрений на взаимоотношения бобовых и злаковых растений. — Учен. зап. Душанб. гос. пед. ин-та, 1963, т. 35, сер. биол., с. 109—125. — *Корякина В. Ф.* Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М.; Л.: Наука, 1964. 287 с. — *Ларин И. В.* Луговодство и пастбищное хозяйство. М.; Л.: Изд-во с.-х. лит., 1956. 544 с. — *Максимов Н. А.* Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 576 с. — *Миллер М. С.* Зависимость ксероморфной структуры растений от азотного обмена. — В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963а, с. 214—219. — *Миллер М. С.* О причинах ксероморфизма растений верховых болот. — Учен. зап. Лен. гос. пед. ин-та, 1963б, т. 249, с. 331—351. — *Мироненко М. А., Никитин Д. П., Федорова Л. М. и др.* Крупные животноводческие комплексы и окружающая среда (гигиенические аспекты). М.: Медицина, 1980. 255 с. — *Ничипорович А. А.* О потере воды срезанными растениями в процессе завядания. — Журн. опытн. агрономии Юго-Востока, 1926, т. 3, вып. 1, с. 76—92. — *Петинов Н. С.* Физиология орошаемой пшеницы. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 554 с. — *Петинов Н. С.* Водный режим растений в связи с минеральным питанием, обменом веществ и продуктивностью растений. — В кн.: Водный режим растений и их продуктивность. М.: Наука, 1968, с. 58—89. — *Продовольственная* программа СССР на период до 1990 года и меры по ее реализации. Материалы майского пленума ЦК КПСС 1982 года. — Человек и закон, 1982, 7 (139). М.: Изд. Известия Советов народных депутатов СССР. 110 с. — *Прянишников Д. Н.* Избранные сочинения. Т. III. М.: Изд-во АН СССР. 1952. 630 с. — *Работнов Т. А., Ракитина Е. К.* Влияние удобрений на растительность мезотрофного сфагнового болота. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 5, с. 733—738. — *Рахманина А. Т.* Водный режим листьев разного возраста у *Oxycoccus palustris* в Ленинградской области. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1330—1339. — *Сабинин Д. А.* Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с. — *Сказкин Ф. Д.* Некоторые вопросы физиологии критического периода у яровых хлебных злаков по отношению к недостаточному питанию и в связи с минеральным питанием. — В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 50—61. — *Слухай С. И.* Значение уровня водообеспечения и азотного питания в продуктивности и качестве озимого ячменя. — В кн.: Водный режим растений в связи с действием факторов среды. Киев: Наук. думка, 1983, с. 122—140. — *Слухай С. И., Петренко Н. И.* Водный режим кукурузы при различном уровне калийного питания. — В кн.: Водный режим растений в связи с действием факторов среды. Киев: Наук. думка, 1983, с. 107—121. — *Смагин В. А.* Динамика зарастания торфяных карьеров (на примере выработанных торфяников Ленинградской области). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 8, с. 1142—1147. — *Торин В. С., Петербургский А. В.* К вопросу обоснования доз удобрений. — Агрохимия, 1966, № 6, с. 90—99. — *Шерстеникина А. В., Шарковский Е. К.* Физиологические особенности роста и развития клюквы. Минск: Наука и техника, 1981. 102 с. — *Черкасов А. Ф.* Мероприятия по увеличению продуктивности естественных зарослей клюквы в лесной зоне европейской территории РСФСР (рекомендации). М.: ВНИЛМИ, 1977. 22 с. — *Черкасов А. Ф., Буткус В. Ф., Горбунов А. Б.* Клюква. М.: Лесн. пром-ть, 1981. 214 с. — *Юдина В. Ф., Максимова Т. А., Корчагина М. П.* Влияние минеральных удобрений на рост и продуктивность клюквы болотной в естественных условиях произрастания. — В кн.: Структура растительности и ресурсы болот Карелии. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1983, с. 81—98. — *Cătsky J.* Determination of water deficit in disks cut out from leaf blades. — Biologia Plantarum, 1960, vol. 2, N 1, p. 76—78. — *Firbas F.* Untersuchungen über den Wasserhaushalt der Hochmoorpflanzen. — Jharb. Wiss. Bot., 1931, Bd 74, Hf 4, 5, S. 459—696. — *Goodman G. T., Perkins D. F.* Mineral uptake and retention in Cotton-grass (*Eriophorum vaginatum* L.). — Nature, 1959, vol. 184, N 4684, p. 467—468. — *Goodman G. T., Perkins D. F.* The role of mineral nutrients in *Eriophorum* communities. III. Growth response to addes inorganic elements, in two *E. vaginatum* communities. — Journ. Ecol., 1968a, vol. 56, N 3, p. 667—683. — *Goodman G. T., Perkins D. F.* The role of mineral nutrients in *Eriophorum* communities. IV. Potassium supply as limiting factor in an *E. vaginatum* community. — Journ. Ecol., 1968b, vol. 56, N 3, p. 685—696. — *Marthaler H.* Die Stictoffernährung der Hochmoorpflanzen. — Jharb. Wiss. Bot., 1939, Bd 88, Hf 6, S. 723—758. — *Müller-Stoll W. R.* Der Einfluss der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. — Planta, 1947, Bd 35, Hf 1/2, S. 225—251. — *Simonis W.* CO_2 Assimilation und Xeromorphie der Hochmoorpflanzen in Abhängigkeit vom Wasser und Sticktoffgehalt des Bodens. — Biol. Zbl., 1948, Bd 67, Hf 1, S. 71—83.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 VIII 1984.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.9 (47+57)

ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА ФЕДОРОВИЧА РАЗДОРСКОГО (1883—1955)

V. A. EFIMOVA, I. A. BERZAK. IN MEMORIAM VLADIMIR FEDOROVICH RAZDORSKY (1883—1955)

В июне 1983 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Владимира Федоровича Раздорского. В ботанике он известен как автор теории о строительно-механических принципах в конструкции органов растений. Он принадлежал к той когорте ученых, которые работали на переднем крае науки уже в годы становления Советской власти. Воспитанный в семье учителей в духе лучших традиций русской интеллигенции конца XIX в., получивший инженерное (МВТУ, 1907 г.), а затем университетское (МГУ, 1911 г.) образование, В. Ф. был прекрасно подготовлен к научной и педагогической деятельности. После окончания естественного отделения физико-математического факультета МГУ он был оставлен на кафедре ботаники. В 1916 г. В. Ф. получил звание приват-доцента и приступил к преподавательской работе в Московском университете.

Осенью 1917 г. В. Ф. выехал на родину, во Владикавказ. В трудное послереволюционное время он принимал активное участие в работе инициативной группы по созданию высшей школы во Владикавказе, проект которой был утвержден 5 X 1918 г. Народным Комиссариатом просвещения Терской обл. 8 XII 1918 г. состоялось торжественное открытие института, который до 1923 г. функционировал как Владикавказский политехнический институт. В. Ф. был назначен проректором, профессором и заведующим кафедрой ботаники, а позже — деканом сельскохозяйственного факультета. В 1923 г. Политехнический институт был преобразован в Горский сельскохозяйственный институт, в нем В. Ф. заведовал кафедрой ботаники до 1944 г. Он был организатором кафедры ботаники Педагогического института, ныне Северо-Осетинского государственного университета им. К. Л. Хетагурова, которой заведовал с 1924 по 1944 г.

Разработке теории о строительно-механических принципах в конструкции органов растений В. Ф. посвятил более 25 лет (с 1910 по 1936 г.), в течение которых опубликовал 19 работ. Основные положения теории были сформулированы им к 1925 г. Как известно, до 20-х гг. XX столетия в анатомии растений общим признанием пользовалось учение С. Швенденера о механических тканях, опубликованное в 1874 г. Он указывал, что тело растения строится на основе механических принципов, подобных применяемым в строительной механике. В период научной командировки в Берлин в 1925—1926 гг. В. Ф. принял участие в заседании Германского ботанического общества, посвященного памяти Швенденера, выступил с докладом, в котором изложил результаты своих исследований в области строительной механики растений. После доклада профессор Г. Габерландт сказал в своем выступлении, что на смену учению Швенденера о механическом принципе в анатомическом строении растений идет новое учение Раздорского.

Важнейшей особенностью этой теории явилось то, что В. Ф. рассматривал растение не как инженерное сооружение, а как живой организм, сопротивляющийся внешним воздействиям не только динамически, но и биологически, реагируя на эти воздействия изменением строения всего тела и его частей. В автобиографии В. Ф. писал: «Мне удалось: а) объяснить ряд основных черт в строении растений как выработавшихся в эволюционном процессе приспособительных признаков, б) констатировать — в результате обработки результатов экспериментов — наличие приспособительных (не наследственных) реакций в архитектонике растений на внешние механические воздействия» (1936 : 51). Позже в учебнике «Ботаника» он писал: «Поведение органов растений. . . аналогично работе пружин изгиба. Отсюда определение органов растений в строительно-механическом отношении как балок-пружин и колонн-балок-пружин» (Курсанов и др., 1958 : 212).

Научные заслуги В. Ф. получили широкое признание в нашей стране и за рубежом. Ему принадлежат такие крупные работы, как «Анатомия растений» (1949) и «Архитектоника растений» (1955), он опубликовал многочисленные статьи в Большой Советской Энциклопедии, журналах «Природа», «Успехи современной биологии», «Бюллетень МОИП». В 1938 г. вышла работа по экспериментальной анатомии растений «Об адаптивных „механоморфозах“ у растений», в журнале «Природа» — статья «Элементы современной экспериментальной физиологии клеток и тканей растений». Эти работы были фрагментами задуманного труда «Экспериментальная анатомия растений». В. Ф. создал оригинальную аппаратуру для изучения деформации тканей из свежих органов растений и клиностат двойного вращения с двумя взаимно перпендикулярными осями вращения, разработал методику нагружения боковых ветвей на изгиб и разгрузки растущих стеблей от действия силы тяжести.

Своей научной деятельностью В. Ф. откликался и на практические нужды страны. В автобиографии он писал: «При моем руководстве и участии произведено обследование флоры национальных областей Северного Кавказа на каучуконосность» (1936 : 50). Результаты этой работы, выполненной совместно с Г. И. Борисовым, И. Г. Поповым, В. Ю. Корнаевой, А. И. Казинцевым, М. А. Духовской, опубликованы в 1936 г. в Орджоникидзе. Занимался В. Ф. и изучением волокнистых растений — кендыря, кенафа, льна.

Авторитет ученого, организатора и педагога, личное обаяние выделяли В. Ф. как яркую личность в области культурной и общественной жизни Северной Осетии 20—40-х гг. Он был депутатом Городского Совета г. Орджоникидзе, депутатом Чрезвычайного 7-го съезда Советов Северной Осетии, который состоялся 3—6 VII 1937 г.

В. Ф. посвятил педагогической и научной деятельности около 40 лет своей жизни, был прекрасным педагогом, блестящим лектором и воспитателем молодых ученых. На здании Горского сельскохозяйственного института укреплена мемориальная доска с именем Владимира Федоровича, в Северо-Осетинском государственном университете лаборатории анатомии и морфологии растений кафедры ботаники присвоено имя Раздорского.

ЛИТЕРАТУРА

Борисов Г. И., Казинцев А. И., Попов И. Г., Раздорский В. Ф. Работа по пересмотру флоры национальных областей Северного Кавказа на каучуконосность. Орджоникидзе: Севоблнациздат, 1936. 148 с. — *Виноградов И. С.* Светлой памяти профессора В. Ф. Раздорского. — Учен. зап. Сев.-Осет. пед. ин-та, 1957, т. 21, вып. 1, с. 151—153. — *Культурное* строительство Северной Осетии, т. 1 (1917—1941). Орджоникидзе: Ир, 1974. 546 с. — *Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Мейер К. И. и др.* Ботаника. Т. 1. М.: Учпедгиз, 1958. 419 с. — *Раздорский В. Ф.* Об адаптивных «механоморфозах» у растений. — Бюл. МОИП, 1938, т. 47, вып. 1, с. 89—96. — *Раздорский В. Ф.* Элементы современной экспериментальной физиологии клеток и тканей растений. — Природа, 1938, № 1, с. 130—145. — *Раздорский В. Ф.* Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949. 524 с. — *Раздорский В. Ф.* Архитектоника растений. М.: Сов. наука, 1955. 432 с.

В. А. Ефимова, И. А. Берзак.

Северо-Осетинский государственный университет,
Орджоникидзе.

Получено 4 IV 1983.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9

Mathon C. Ch. Phytogéographie appliquée l'origine des plantes cultivées. — Paris: Masson, 1981. 182 p. (**Матон К. Ш. Фитогеография в приложении к происхождению культурных растений.** — Париж: Массон, 1981. 182 с.)

I. T. VASSILCHENKO. *C. CH. MATHON*. PHYTOGEOGRAPHIE APPLIQUEE A. L'ORIGINE DES PLANTES CULTIVEES, 1981

Директор эколого-биологической службы Университета г. Пуатье (Франция) C. Ch. Mathon предпринял весьма интересное исследование. Он поставил целью осветить историю происхождения культурных растений на основании изучения их современной географической локализации с учетом данных археологии и палеогеографии (динамики ареалов и очагов первичной культуры).

Следует сказать, что название работы не вполне соответствует ее содержанию, так как автор рассматривает не только собственно культурные растения и их диких сородичей, но вообще растения утилитарные с той или иной точки зрения, хотя и не культивируемые.

Во «Введении» (с. 9—21) автор освещает общие вопросы истории культурных растений (от их первоначального использования путем собирательства и попыток первичной интродукции до современного состояния). Особое внимание уделено древним очагам концентрации культурных растений, которым дана характеристика в трактовке нескольких ученых — Н. И. Вавилова (1935), П. М. Жуковского (1964) и др. Очертания этих очагов приведены автором на картосхемах, и они в значительной степени совпадают, хотя и были определены различными авторами в разное время.

Следующая часть рассматриваемой книги (с. 22—104) носит название «Более или менее вероятные районы первичной доместикации (или происхождения) некоторых культурных растений или собиравшихся для использования» (Aires plus ou moins probables de primodomestication (ou et d'origine) de quelques plantes cultivées (ou) et recoltées). Здесь изложение дано по крупным ботанико-географическим областям (регионам), а именно: 1) Ближний Восток и Средиземноморье (Région Proche-Orientale et Méditerranéenne et Extensions, с. 22—40); 2) Африканский (Région Méditerranéenne exclu, с. 41—52); 3) Китайско-японский (Région Sino-Japonaise, с. 53—63); 4) Юго-Восточной Азии и островов Тихого океана (Région Sud-Est Asiatique et iles du Pacifique, с. 64—79); 5) Австралийский (Région Australienne, с. 80—81); 6) Северной Америки (Région Amérique du Nord, с. 82—90); 7) Центральной Америки (Amérique Centrale, с. 91—97); 8) Южной Америки (Amérique du Sud, с. 97—104). Интересно отметить, что наибольшее число растений (около 230) приведено для первого из перечисленных выше регионов, наименьшее число (18) — для Австралийского. В пределах каждого региона виды расположены в алфавитном порядке их латинских названий.

Следующая часть книги (с. 105—142) озаглавлена «Биогеография некоторых важных культурных растений» (Biogeographie de quelques plantes cultivées importants) и посвящена обзору важнейших культурных растений: видам родов *Olea*, *Vitis*, *Triticum*, *Hordeum*, *Secale*, *Oryza*, *Zea*, *Saccharum*, *Beta*, а также *Solanum tuberosum*. Здесь же даны справки и о некоторых особо опасных болезнях этих растений (главным образом паразитно-грибных). Для всех перечисленных растений приведены подробные сведения по истории их культуры, для ряда диких сородичей культурных и полезных растений показаны пути их распространения из первичных очагов, освещена динамика их ареалов в свете данных палеогеографии. Текст богато иллюстрирован соответствующими картосхемами. Какого-либо списка литературы в книге нет, а упомянутые в ней литературные источники приведены в подстрочных примечаниях. В конце книги даны словарь французских терминов и понятий, относящихся к тексту (с. 144—153), и указатель латинских (с. 155—170) и местных названий (с. 171—182) растений.

Рецензируемый труд интересен по замыслу и содержанию и несет большой объем информации по истории происхождения и распространения культурных (и вообще полезных) растений.

Есть, однако, и недочеты, некоторые, как мы считаем, допустимы, например, есть случаи определения даже важных растений лишь до рода (*Trifolium* sp., *Melilotus* sp., *Agropyrum* sp. и др.), несколько родов поданы в расширенном объеме (*Prunus*). Главный недостаток книги — это слабое использование советской литературы, непосредственно относящейся к теме. Как видно из текста, даже знакомство с работами Вавилова (1935) и Жуковского (1964), упомянутых Mathon, ограничивается перепечаткой картосхем локализации древних очагов культурных растений. Содержание же даже этих трудов, видимо, осталось автору неизвестно, вероятнее всего, из-за незнания русского языка. Отсюда — полное выпадение из рецензируемой книги Среднеазиатского генетического центра, установленного Вавиловым, крайне слабое освещение древних очагов культурных растений Кавказа и т. п. Это обстоятельство следует иметь в виду при пользовании книгой Mathon.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. Л.: Сельхозгиз, 1935. 60 с. — *Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1964. 691 с.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 16 VIII 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5 Бот. журн., т. 70, № 3

J. W. Silvertown. Introduction to plant population ecology. — London; N. Y.: Longman, 1982. 209 p. (Дж. В. Сильвертаун. Введение в популяционную экологию растений. 1982)

B. M. MIRKIN. (*A REVIEW*)

Созданная работами J. Harper и Т. А. Работнова популяционная экология (демография) растений стала ныне едва ли не самой массовой сферой приложения усилий ботаников, работающих на надорганизменных уровнях. Как явствует из недавно вышедшей в свет библиографии отечественных работ по ценопопуляциям (Rabotnov, 1980, 1981), число публикаций по различным аспектам демографии растений только в нашей стране превышает 1000. Этот интерес к факторам, определяющим статус ценопопуляции в сообществе, отражает общую тенденцию развития современных представлений в фитоценологии и экологии — переход от холистического понимания растительного сообщества как аналога организма к популяционному, континуальному видению природы растительности.

Основное руководство по демографии растений — монография Harper (1977),[1] стереотипно переизданная вновь в 1981г., фундаментально по своему характеру и в силу большого объема достаточно сложна для изучения, особенно для тех, для кого популяционный анализ не является основным направлением исследований. Рецензируемая книга в этом плане является идеальным дополнением к монографии Harper, так как сочетает высокую информативность (научность, современность), компактность и до определенной степени популярность, делающую ее незаменимой для освоения демографии растений начинающими исследователями.

---

[1] Цитированные автором работы не включены в библиографию к рецензии.

В книге 8 глав и 40 разделов. Каждая глава завершается кратким резюме. Четкость структуры является немаловажным фактором, обеспечивающим книге широкий контингент читателей. Имеется указатель растений. В списке литературы 175 наименований, в том числе 6 советских (цитируются работы Т. А. Работнова, В. Г. Карпова, М. С. Яковлева, Г. И. Жуковой). Весьма интересно проанализировать хронологию цитируемых источников и на этом основании составить представление о том историческом пласте развития демографии растений, который отражает в своей монографии автор.

Свыше 50 % источников представляют издания последних 10 лет, работы, опубликованные до 1963 г., составляют всего 7 % от списка. Все это позволяет судить о в высшей степени современном характере рецензируемой книги.

Книга открывается главой I — «Введение» (с. 1—14), содержащей 5 разделов («Почему изучают популяцию растений?», «Демография растений», «Динамика популяций», «Эволюция вследствие естественного отбора», «Модели роста популяций»). Автор вводит читателя в демографическую проблематику, сопоставляя характер работы и интересы двух экологов, одновременно экскурсирующих в дубовом лесу, — фитосоциолога, которого интересует типологическое положение описанного им участка, и демографа, исследующего возрастной состав популяции *Quercus robur* и факторы его регуляции, включая деятельность листогрызущих насекомых и грибковые болезни. Исторические корни демографии растений автор видит в решении агрономических вопросов подбора оптимальных норм высева для обеспечения наиболее «урожайной плотности» и установлении оптимальных пропорций в смешанных посевах. Говоря о роли индивидуалистической концепции в развитии экологии, он ссылается только на H. Gleason, не указывая Л. Г. Раменского, который, как известно, сформулировал представление о непрерывности в растительном покрове и индивидуалистическом характере распределения популяций по градиентам среды независимо и одновременно с Gleason.

Рассматривая схему жизненного цикла популяций, автор монографии оперирует понятиями банка семян, энвайронментального «сита», ограничивающего количество семян, способных прорасти, и когорты проростков как объединения растений, развивающихся более или менее одновременно. Он знакомит читателя с понятиями «рамет» (особь или ее часть, способная к самостоятельному существованию при вегетативном размножении) и «генет» (особь семенного происхождения). Совокупность раметов — клон, генетов — популяция. Для пояснения возможностей отбора из генетически пестрой популяции (что отражается фенотипической пестротой, рассмотренной как «лицо популяции»), автор использует результаты искусственного отбора — сорта одного и того же вида капусты *Brassica oleracea*. Естественный отбор накапливает два комплекса признаков, обусловливающих выживание и репродукцию.

В кратком обзоре основных моделей роста популяций приведены аналитические модели, соответствующие геометрическому и логистическому типам, а также показаны и более сложные модели матричного типа.

Вторая глава «Таблицы жизни и некоторые их компоненты» (с. 15—39) во многом предваряет содержание остальных глав книги и содержит общую характеристику и примеры таблиц «режима плодовитости» (fecundity schedules), т. е. процесса падения численности популяции с возрастом, и возрастного состава, который рассмотрен по Работнову. С использованием работ этого советского исследователя по изучению ложноинвазионных ценопопуляций *Chaerophyllum prescottii* написан также раздел о роли покоящихся вегетативных зачатков. В этой же главе рассмотрены процессы распространения семян, широкий круг вопросов, связанных с формированием банка семян в почве. Приведена очень наглядная таблица с характеристиками различных банков семян по данным литературы (из числа советских работ цитируется статья В. Г. Карпова (1960) по запасу семян в почвах еловых лесов).

В советской литературе, как очевидно из цитированной выше библиографии Работнова, имеются десятки работ с информацией о банках семян, и остается лишь сожалеть, что они остались неизвестны автору книги.

Глава третья «Демография некоторых популяций растений» (с. 40—72) содержит многочисленные примеры режима плодовитости вплоть до определения оптимальной плотности и нормы высева семян капусты для получения максимального дохода. Рассмотрены кривые выживания монокарпических однолетних и многолетних трав и многолетних поликарпиков: трав, кустарников и деревьев. По каждой группе приведено не менее пяти примеров. Автор подчеркивает, что возможны существенные отклонения от этих «типовых» кривых вследствие влияния выпаса или массового появления насекомых-фитофагов, нарушающих естественный популяционный процесс.

Главы четвертая «Экология репродукции» (с. 73—108) и пятая «Регуляция в популяциях растений» (с. 109—131) развивают положения, сформулированные во второй главе. Рост и репродукция рассматриваются как противоположные по направленности процессы приспособления. Обсуждаются затраты на репродукционный процесс (доля фитомассы генеративных органов), его эффективность (количество потомства, оставленного после смерти родительской особи), роль размера семян, их количества и общей массы. Подчеркивается, что размер семян является наиболее стабильным признаком, а их число и фитомасса — лабильными.

В заключение пятой главы кратко рассматривается популярная в экологии схема двух диаметрально противоположных типов отбора, впервые описанных MacArtur и Wilson (1967) — R и K (основная часть энергетических затрат расходуется соответственно на размножение или на поддержание вегетативного состояния особи). Рецензент считает, что вопрос о типах стратегии заслуживает более подробного рассмотрения, так как именно они интегрируют основные демографические реакции популяций растений.

Много внимания автор уделяет количественным зависимостям урожая и численности популяции от ее плотности и размера растений. «Закон возможности» (power low), который проявляется при росте особей одной популяции — отношение логарифмов среднего веса растений и плотности популяции как $^3/_2$. Это же уравнение применимо и для описания асимптотической зависимости урожая от плотности популяции, хотя, естественно, закон действует до определенного предела и для каждой популяции имеется собственное значение оптимальной плотности для получения максимального урожая.

Глава шестая «Вегетативное размножение и клональный рост» (с. 132—146) включает разделы о регуляции численности, закономерностях развития, сохранения и пространственной организации клональных популяций. Автор подчеркивает общую тенденцию жизни таких популяций — увеличение числа раметов за счет уменьшения числа генетов. Говоря о пространственной структуре, Silvertown цитирует работы R. Turkington (1977, 1979) о тонкой биотической дифференциации внутри популяции *Trifolium repens*. Как и в остальных главах, в этой приводится много прекрасно подобранных и сопровождаемых интересной графикой примеров из литературы, показывающих различные варианты процессов, протекающих в популяциях клонального типа.

Главы седьмая «Взаимодействие в смесях видов» (с. 147—165) и восьмая «Сосуществование и раздел ниш» (с. 165—185), фитоценотические по своему содержанию, составляют как бы мост от демографии растений к фитоценологии.

Автор солидарен с Harper в отрицании правомочности использования термина «конкуренция» для выражения отношений растений в сообществах и предлагает говорить об интерференции, так как, с его точки зрения, конкуренция предполагает большую или меньшую равнозначность взаимодействия особей или популяций, а эти взаимодействия в сообществе сплошь и рядом «асимметричны» и, кроме того, далеко не все факторы среды находятся в дефиците и могут быть причиной конкуренции. Надо заметить, что в этом вопросе автор не вполне последователен, так как несколькими страницами после обоснования преимущества понятия интерференции над конкуренцией он пишет о так называемой диффузной конкуренции. Рецензент полагает, что, конечно, использование понятия «интерференция» целесообразно, но следует помнить, что в подавляющем большинстве случаев именно конкуренция будет ее основной составляющей.

Автор останавливается на интерференции в подземной части сообщества, рассматривает эксперименты типа «дополняющих» (additive, т.е. с включением новых видов) и «замещающих» (replacement, при изменении соотношения между одними и теми же компонентами смеси) и делает вывод, что интерференция чаще всего бывает асимметричной.

Очень полезно уже упомянутое понятие «диффузной конкуренции», предложенное MacArtur (1972) для выражения общего ценотического режима в сообществе, где воздействия видов друг на друга, как правило, неспецифичны. Именно эта неспецифичность взаимовлияния при специфичности экологии и биологии видов, как известно, и служит в конечном итоге причиной континуума.

Основным фактором, обеспечивающим собитание многих видов в сообществах, автор считает дифференциацию ниш, с чем нельзя не согласиться, так как это утверждение принято современными экологами. Положение меняется лишь в нестабильных сообществах, где дифференциация ниш выражена слабо.

Автор использует понятие «гильдии» для объединения групп видов, конкурирующих за один фактор среды. Это пришедшее из экологии животных понятие вряд ли целесообразно использовать для растительных сообществ, так как пространство ниш в сообществе многомерно, причем равнозначными могут быть несколько осей, и каждый вид по разным осям-факторам, таким образом, попадает в разные гильдии. Кроме того, приведенный рисунок, показывающий дифференциацию ниш по оси увлажнения почвы шестью видами *Senecio* из североамериканских прерий, наводит на мысль, что автор недостаточно четко различает дифференциацию ниш ценопопуляциями и местообитаний — популяциями: вряд ли в пределах одного сообщества могут быть вариации увлажнения почвы от 0 до 30 %. Видимо, это континуум из нескольких сообществ различного режима увлажнения, внутри которого происходит дифференциация уже не ниш, а местообитаний (если следовать точке зрения Р. Уиттекера (1980), ни одна из работ которого по непонятной причине в книге не цитируется). Приведены очень интересные данные о различиях фундаментальной и реализованной ниш, которые получены методом фитометров.

Заканчивая рецензию, остается лишь отметить, что недостатки рецензируемой монографии ни в коей мере не умаляют ее достоинств, и высказать пожелание, чтобы она была переведена на русский язык, так как это не только полноценная научная монография, но еще и блестящий по форме учебник, который предназначен для студентов «университета для всех» (open university), лектором которого является Silvertown. Компактность этого учебника может быть примером, достойным подражания.

ЛИТЕРАТУРА

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с. — *Rabotnov T. A.* Bibliography of papers on the problems of coenopopulations published in the USSR. Part I—III. Exepta botanica. Stuttgart; N. Y.: Gustav Fischer Verlag. Sectio B, 1980, Bd 20, p. 71—96a., 171—206; 1981, Bd 21, p. 91—119.

Б. М. Миркин.

Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 24 II 1984

УДК 019.941 : 002.01 : 56

Бот. журн., т. 70, № 3

Юрибейский мамонт/Отв. ред. академик В. Е. Соколов. — М.: Наука, 1982. 160 с. Т. 800. Ц. 3 р. 20 к.

N. P. ANDREEVSKAJA, J. M. BELORUSOWA (*A REVIEW*).
THE URIBBIAN MAMMOTH. 1982.

За последние 15 лет в нашей стране обнаружено и изучено несколько уникальных находок ископаемых животных из комплекса мамонтовой фауны. К ним относятся найденные в бассейне р. Индигирки в 1968 г. селериканская лошадь

(«Фауна и флора антропогена северо-востока Сибири», 1977), в 1971 г. — бизон (Флеров, 1977; Украинцева и др., 1978) и шандринский мамонт (Солоневич и др., 1977; Горлова, 1982, и др.). В 1977 г. в верховьях Колымы найден детеныш мамонта хорошей сохранности (мамонтенок Дима), получивший в настоящее время приоритетное название киргиляхского мамонта. О киргиляхском (магаданском) мамонте написано много работ, в том числе 2 книги («Магаданский мамонтенок», 1981; Шило и др., 1983).

В 1978 г. председатель Комитета по изучению мамонтов и мамонтовой фауны Н. К. Верещагин произвел раскопки на месте захоронения хатангского мамонта (Верещагин, Николаев, 1982), а В. В. Украинцева взяла на анализ образцы из отложений, вмещающих остатки его трупа (Украинцева и др., 1981).

Юрибейский мамонт найден работниками Гыданской экспедиции В. Н. Хлопониным и А. В. Бердовым в 1979 г. в долине р. Юрибей. Книга «Юрибейский мамонт» посвящена результатам комплексного исследования остатков трупа мамонта — последней из известных находок крупных ископаемых животных на севере Сибири. В книге приводятся также некоторые данные, касающиеся киргиляхского (магаданского) мамонта и селериканской лошади.

В экспедиционных работах и в составлении книги приняли участие сотрудники различных институтов АН СССР: Палеонтологического, Эволюционной морфологии и экологии животных, Зоологического, Цитологии, Ботанического, Геологического, Московского и Ленинградского государственных университетов, Научно-производственного объединения «Севморгео».

Материалы комплексного изучения юрибейского мамонта дают интересную и разнообразную информацию о палеогеографических условиях позднего плейстоцена и раннего голоцена на Гыданском п-ове. Разносторонние ботанические исследования желудочно-кишечного тракта мамонта и вмещающих его отложений составляют главный вклад в представление не только о пище ископаемого животного, но и о характере флоры и особенностях растительного покрова в период его обитания.

В аннотации рецензируемая книга рекомендуется для зоологов и палеонтологов, но несомненно, она полезна и познавательна для биологов, геологов и географов самой разной специализации. Рисунки и таблицы по морфологии юрибейского мамонта необходимы геологам-четвертичникам, которые в полевых условиях безошибочно определяют только зубы и бивни мамонта, а на огромное количество костных остатков, особенно если они обнаруживаются в осыпи, а не в коренном залегании, не обращают внимания.

Комплексное изучение юрибейского мамонта и вмещающих его отложений представляет особый интерес еще потому, что он, по-видимому, является самой поздней по возрасту находкой мамонта в Евразии. В книге приведены 4 радиоуглеродные датировки, которые хорошо согласуются между собой. Х. А. Арсланов, В. В. Лядов, Б. А. Филонов, С. Б. Чернов (ЛГУ) определяют возраст юрибейского мамонта по растительной массе из кишечника в 10 000 ± 70 лет. Т. А. Тимашкова (МГУ) по растительной массе из желудка определяет возраст мамонта в 9730 ± 100 лет. Отложения, вмещающие труп мамонта, датируются ею по растительным остаткам в 8830 ± 240 лет. В. А. Поляков (ВСЕГИНГЕО) устанавливает по мягким тканям абсолютный возраст в 9600 ± 300 лет.

Хорошей сохранности юрибейского мамонта, жившего на рубеже плейстоцена и голоцена, способствовало отсутствие размыва и переотложения в месте его находки. Об этом свидетельствует геологическое строение первой надпойменной террасы, детально изученное по трем разрезам В. П. Евсеевым, И. А. Дуброво, Н. В. Ренгартен, А. Я. Стремяковым, а также В. В. Украинцевой. Положение мамонта позволяет использовать в палеогеографических реконструкциях не только материалы, относящиеся непосредственно к юрибейскому мамонту, но и данные анализов по вмещающим, подстилающим и перекрывающим отложениям. Отсутствие перемыва повышает достоверность выводов.

Ряд специалистов вели исследование трупа мамонта и осадочных отложений различными методами. Использовались ботанический, палеокарпологический, палинологический, диатомовый и другие виды анализов.

Р. Н. Горлова определила растительные макроостатки из желудочно-кишечного тракта и обнаружила в желудке остатки 20 таксонов растений ранга вида или рода, среди которых преобладают злаки и осоки. О. Н. Станищева указывает на наличие в кишечнике юрибейского мамонта остатков семян лиственницы и смородины. В. В. Украинцева по палинологическим пробам из желудка и кишечника мамонта выявила 687 зерен пыльцы и спор, относящиеся к 20 видам растений. Больше всего в палинологических спектрах пыльцы злаков, осоковых, *Betula nana* и спор зеленых мхов. Вместе с тем во всех образцах присутствует пыльца деревьев, общее количество которой в каждом из них не достигает 10 %. Е. И. Полякова выделила скудный комплекс диатомовых водорослей, включающий речные, озерно-болотные и почвенные виды из вмещающих отложений, мало отличающийся от пресноводного комплекса диатомовой флоры по всему разрезу.

Данные ботанического, палинологического и карпологического анализов в общих чертах согласуются между собой. К сожалению, в некоторых статьях реконструкция фитоценозов проводится по всему разрезу в целом, хотя желательно разделить их во времени: время захоронения мамонта, до и после него.

Украинцева выделяет два главных этапа на рубеже плейстоцена и голоцена: раннеголоценовое похолодание, когда на Гыдане господствовали арктические тундры, а северная граница древесных пород проходила даже южнее современной северной границы леса; предбореальный этап голоцена, выделяемый ранее и другими исследователями и характеризующийся улучшением климатических условий в глобальном масштабе. Украинцева относит гибель мамонта к началу предбореального этапа.

Большинство авторов (Евсеев, Дуброво, Ренгартен, Стремяков, с. 18; Горлова, с. 43) также делают вывод о более теплом (чем современный) климате времени захоронения мамонта или близком к современному, но резко континентальном: с теплым летом и холодной зимой.

По палинологическим спектрам из желудочно-кишечного тракта, а также растительным остаткам и большому количеству семян цветковых в желудке исследователи пришли к выводу, что мамонт питался летом в основном травами. По Горловой, травы в содержимом желудка представлены осоками (50 %) и злаками (40 %).

Вероятно, в долине р. Юрибей 10 000 лет назад большую площадь занимали разнотравно-злаковые ассоциации: преимущественно злаковые и низинные пушицево-осоковые болота. Вдоль ручьев и стариц располагались пушицево-осоковые ивняки и моховые ерники. Вместе с тем авторы намечают фациальное разнообразие природных комплексов не только в долине р. Юрибей, но и на водоразделах, где доминировали дриадово-осоковые моховые пятнистые тундры.

По наличию в кормовой массе желудка мамонта хвоинок лиственницы *Larix sibirica* и семени смородины *Ribes* sp. делается предположение о более северном относительно современных границ распространении древесных и кустарниковых форм растительности (Евсеев, Дуброво, Ренгартен, Стремяков, с. 18; Станищева, с. 33). Нам этот вывод представляется чрезвычайно важным и интересным в палеогеографической реконструкции времени существования юрибейского мамонта и не противоречащим всем остальным материалам. Так, Горлова отмечает в содержимом желудка остатки *Betula* sp., а в отложениях, вмещающих мамонта, — веточку *Larix* sp.

Правда, в палинологических спектрах образцов из кормовой массы желудка обнаружена пыльца лиственницы в единичных экземплярах. Но это только еще раз свидетельствует о широко известном факте плохой сохранности пыльцы этого дерева и о необходимости вносить соответствующие коррективы при восстановлении природной обстановки прошлого.

Хочется подчеркнуть, что все авторы говорят о незначительном потеплении и о продвижении к северу некоторых древесных и кустарниковых форм, а не о смещении природных зон в целом. Таким образом, потепление во время обитания мамонта и вызванные им палеогеографические изменения не сопоставимы по масштабам и результатам с каргинским потеплением или климатическим оптимумом голоцена. По-видимому, в это время появились «галерейные леса», т. е. лиственница произрастала на Гыдане только в долинах, не выходя на плакоры и образуя, вероятно, «острова», как это наблюдается в настоящее время на северном пределе лесной растительности, например на Таймыре.

Авторы сборника установили, что юрибейский мамонт утонул в промоине на мелководном участке русла (с. 11) или, возможно, в озере террасы (с. 25). Литолого-фациальные особенности строения нижней части первой надпойменной террасы, где был обнаружен мамонт, не исключают обе версии.

Косвенные данные, по нашему мнению, больше свидетельствуют в пользу захоронения мамонта в старичном озере, имевшем сток в русло р. Юрибей. В книге отсутствует детальное описание геоморфологического строения долины р. Юрибей, не приводится поперечный геоморфологический профиль, по которому можно было бы проследить особенности расположения террас или их фрагментов, степень их асимметричности, получить сведения о ширине первой надпойменной террасы в районе находки мамонта по левому и правому берегам реки, поэтому трудно предположить (хотя теоретически это не исключается, а только требует геолого-геоморфологических доказательств), что русло р. Юрибей 10 000±70 лет назад и современное почти совпадали по положению в долине, выработанной сильно меандрирующей рекой и имеющей ширину 3—5 км.

В заключение хочется сказать, что книга «Юрибейский мамонт» содержит большой фактический и аналитический материал, который полностью мы не рассматриваем. Несомненно одно — весь этот обширный и в целом тщательно обработанный документ по юрибейскому мамонту может быть широко использован при решении целого ряда биологических и географических проблем.

До сих пор многолетние и многочисленные исследования не дают ответа на вопрос о причинах вымирания мамонтовой фауны, хотя в последние годы появились новые материалы по комплексному изучению этих находок на территории СССР, которые было бы полезно свести воедино.

Одной из первоочередных задач в решении этой проблемы была бы реконструкция растительного покрова Арктики и Субарктики в верхнем плейстоцене и голоцене, составление палеогеографических карт, отражающих историческое развитие биогеоценозов в интервале двух потеплений: каргинское—климатический оптимум голоцена.

ЛИТЕРАТУРА

Верещагин Н. К., Николаев А. И. Раскопки остатков хатангского мамонта. — В кн.: Мамонтовая фауна азиатской части СССР. Л.: Наука, 1982, с. 3—17. — *Горлова Р. Н.* Крупные остатки растений из желудка шандринского мамонта. — В кн.: Мамонтовая фауна азиатской части СССР. Л.: Наука, 1982, с. 34—35. — *Магаданский* мамонтенок. Л.: Наука, 1981. 296 с. — *Солоневич Н. Г., Тихомиров Б. А., Украинцева В. В.* Предварительные результаты исследования растительных остатков из желудочно-кишечного тракта шандринского мамонта (Якутия). — В кн.: Фауна и флора северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1977, с. 277—285. — *Украинцева В. В., Арсланов Х. А., Белорусова Ж. М., Боч М. С.* Растительность и природные условия бассейна р. Большой Лесной Рассохи в верхнем плейстоцене (в связи с находкой мамонта). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1444—1453. — *Украинцева В. В., Флеров К. К., Солоневич Н. Г.* Ботанический анализ растительных остатков желудочно-кишечного тракта бизона, найденного в Якутии. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 7, с. 1001—1004. — *Фауна* и флора антропогена северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1977. 296 с. — *Флеров К. К.* Бизоны северо-восточной Сибири. — В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. Л.: Наука, 1977, с. 39—56. — *Шило Н. А., Ложкин А. В., Титов Э. Э., Шумилов Ю. В.* Киргиляхский мамонт (палеогеографический аспект). М.: Наука, 1983. 209 с.

Н. П. Андреевская, Ж. М. Белорусова.

Ленинградский государственный педагогический
институт имени А. И. Герцена.

Получено 17 XI 1983.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208) (571,6/64)

В ПРИМОРСКОМ ОТДЕЛЕНИИ ВБО

V. P. SELEDETZ. IN THE PRIMORYE BRANCH OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

В 1983 г. работа Приморского отделения (ПО) ВБО осуществлялась в основном путем проведения общих собраний с обсуждением результатов завершенных отдельных этапов научных исследований по различным разделам ботаники. Таких собраний проведено 7.

Доклад **В. Ф. Пржеменецкой** (ТИНРО) «Плантационное выращивание водорослей как эффективная мера рационального использования и охраны шельфа морей» — обзор современного состояния и перспектив марикультуры на шельфе советского Дальнего Востока (СДВ), где можно ежегодно заготавливать более 15 млн. т ламинарии, фукуса и других бурых водорослей. Масштабы культивирования водорослей возрастают. Плантации — это новые местообитания для многих видов растений и животных. Рассмотрение плантаций водорослей как искусственных биоценозов создает теоретическую основу марикультуры. В Приморском крае плантации морских водорослей занимают 60 га, они в основном удовлетворяют потребности края в морской капусте. На плантациях морской капусты может быть получена дополнительная продукция в виде съедобной мидии и морского гребешка.

Той же проблеме посвящен и доклад **М. И. Суховеевой** (ТИНРО) «Распределение и запасы водорослей в дальневосточных морях». Из 600 видов водорослей-макрофитов дальневосточных морей СССР массовыми являются 50. Основные промысловые виды — анфельция и ламинария. Запасы ламинарии японской — 300—350 тыс. т сырой фитомассы, запасы других ламинариевых — 75—150 тыс. т. Для расширения промысла необходимо решить ряд вопросов, в том числе технологических (совершенствование орудий лова и др.). Возможности добычи водорослей очень велики. У берегов Сахалина можно ежегодно добывать 20 тыс. т ламинарии японской, у берегов Камчатки — 4 тыс. т. Всего на СДВ добывается 1200 т (в пересчете на воздушно-сухую массу) цистозиры. Ее запасы в дальневосточных морях измеряются миллионами тонн, но при добыче ее необходима особая осторожность, поскольку она растет на нерестилищах сельди.

Продолжался традиционный цикл докладов, посвященных ботаническим экспедициям. Один из них «Флора и растительность грязевого вулкана Магунтан» (**Н. С. Пробатова**, БПИ ДВНЦ АН СССР) — о посещении удивительного с ботанической точки зрения уголка южного Сахалина группой ботаников БИНа, СахКНИИ, БПИ и ТИГа ДВНЦ АН СССР.

К этому циклу относится и доклад **С. С. Харкевича** и **Т. Г. Буч** «Ботанические впечатления о поездке по Лене», в котором рассказано о собранном гербарии, содержащем ряд новинок, представляющих как восточно-сибирскую, так и охотскую флоры.

Доклад **В. В. Прогункова** «Нектарсодержащие растения юга Дальнего Востока» (Уссурийский педагогический институт) — итог многолетних исследований медоносных растений, которые составляют 14% флоры цветковых растений СДВ. Проведен обстоятельный обзор основных групп медоносных растений; показаны систематическое положение, эколого-биологические особенности, хозяйственное значение.

На одном из общих собраний ПО ВБО состоялось обсуждение новой книги В. Н. Ворошилова (ГБС АН СССР, Москва) «Определитель растений советского Дальнего Востока». С докладами, в которых даны подробный анализ структуры и содержания книги, показан вклад автора в развитие флористики, систематики и ботанической географии, в расширение знаний о флоре СДВ, выступили **С. С. Харкевич** и **Д. П. Воробьев**. В обсуждении приняли участие Г. Э. Куренцова, В. П. Селедец, Н. М. Бочкарникова, Л. М. Борзова, А. Г. Крылов, Н. С. Павлова. По этим материалам подготовлена рецензия для «Ботанического журнала».

О XV Научном тихоокеанском контрассе, состоявшемся в г. Сиднее (Австралия), рассказал делегат ДВНЦ АН СССР **Е·В. Краснов.** На Конгресс прибыли 1700 представителей их 54 стран. Работало 15 комитетов и 100 симпозиумов. С большим интересом был встречен доклад председателя Президиума ДВНЦ АН СССР академика Н. А. Шило.

Доклад **Ю. М. Бочкарниковой** «Дикорастущие смородины Дальнего Востока и сопредельных районов» (Дальневосточная опытная станция ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова) — обзор итогов исследований докладчика по введению в культуру и селекции смородины. В этой области есть значительные достижения. Дальнейшее развитие садоводства в Приморском крае имеет хорошие перспективы.

«Ареалы и полиморфизм вишен Дальнего Востока» (**В. П. Царенко**, та же опытная станция) — обзор работ за период с 1971 г., когда опытная станция начала накапливать генофонд вишни, на СДВ их 4 вида. В настоящее время исследования проводятся в направлении выявления форм, перспективных для введения в культуру и дальнейшей селекционной работы.

«Ботанические впечатления о путешествии по Амуру» (**Э. В. Бойко**, **В. М. Старченко,** ТИБОХ ДВНЦ АН СССР) — увлекательный рассказ об исследованиях в отдаленных и труднодоступных уголках Амурской обл., где кончается Дальний Восток и начинается Забайкалье, откуда на СДВ проникает целый ряд степных видов и там встречаются фрагменты степных растительных сообществ. Большое внимание уделено вопросам охраны растительного мира самой западной окраины региона.

Специальное общее собрание было посвящено итогам VII Делегатского съезда ВБО. Выступили делегаты съезда **С. С. Харкевич**, **В. Я. Черданцева**, **Л. Н. Егорова, Ю. И. Манько, Г. Н. Ворошилова.** Они осветили работу съезда в целом, а также рассмотрели основные вопросы, обсуждавшиеся на секциях. Было отмечено, что работы дальневосточных ботаников мало известны в других регионах страны. Необходимо активнее осваивать положительный опыт ботаников Украинской ССР, сумевших принять у себя ботаников СССР и наглядно познакомить их со своими достижениями, которые особенно велики в выполнении Продовольственной программы, а также в области интродукции и акклиматизации растений, промышленной ботаники, охраны растительного мира.

Последнее собрание проведено совместно с ПО Всесоюзного биохимического общества. Были заслушаны доклады **В. А. Силкина** и **Н. А. Айсдайчер** (ТИНРО) «Проблемы культивирования водорослей-микрофитов и сохранения их коллекций», **В. П. Дикарева** (ИБМ ДВНЦ АН СССР) «Липиды водорослей-микрофитов» и **Б. И. Семкина** (ТИГ ДВНЦ АН СССР) «Исследование конкретных флор: современное состояние и перспективы».

Члены ПО ВБО приняли активное участие в подготовке и проведении XXXVII Комаровских чтений. Кроме научных докладов и публикаций, члены ПО ВБО подготовили ряд научно-популярных публикаций. Работу ПО ВБО регулярно освещала газета «Дальневосточный ученый», где было опубликовано 7 статей.

В. П. Селедец.

Тихоокеанский институт географии ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 4 I 1984.

CONTENTS

Page

Baranova M. V. Palynoderm ultrastructure and morphological types of pollen grains in the genus *Lilium* (*Liliaceae*) 297

Kobak K. I., Kondrasheva N. Yu. Anthropogenic impact on forest ecosystems and its role in global carbon cycle 305

Kozhevnikov Yu. P. On the landscape-ecological approach to a comparative analysis of floras (as examplified by two local floras of Chukotka) 314

Barykina R. P., Gulenkova M. A. Ontomorphogenesis, anatomy and nature of the leaf-like organs in *Asparagus sprengeri* (*Asparagaceae*) 322

Nikolskaya N. I. Distribution pattern of solonchak vegetation in steppe and desert areas of the USSR 332

COMMUNICATIONS 341

Proskurin K. P. Quaternary floras of Zauralye. (341). — **Guryev N. V.** Leaf remains of two *Lindera* species (*Lauraceae*) from the Middle Sarmatian deposits near Krymsk town (Northern Caucasus). (350). — **Pogosian A. I.** Cytotaxonomic study in *Allium derderianum* (*Alliaceae*). (356). — **Zukova P. G., Petrovsky V. V.** Cytotaxonomic study in the species of the genus *Papaver* (*Papaveraceae*) from north-eastern Asia. (362). — **Batygina T. B., Shamrov I. I.** Comparative embryology of *Nymphaeales* and *Nelumbonales* orders and the problems in their systematics and phylogeny. (368). — **Satarova T. N.** Ovule and embryo sac development in *Streptopus amplexifolius* (*Asparagaceae*). (373). — **Zhilyayev G. G.** Coenopopulations of components of the Ulmarietum centaureosum block community in the Karpatians. (378). — **Neshatayev Yu. N., Neshatayeva V. Yu.** Patterns in the distribution of communities *Pinus pumila* (*Pinaceae*) in the Kronotsk state reserve. (382).

NEW TAXA 390

Tsvelev N. N. Three new species of the genus *Eriocaulon* (*Eriocaulaceae* from the Far East. (390). — **Yurtsev B. A.** A conspectus of the system and new taxa of the section *Arctobia* of the genus *Oxytropis* (*Fabaceae*). (394).

FLORISTIC FINDINGS 398

Pimenov M. G., Korkishko R. I., Kluykov E. V. A new genus for the flora of the USSR *Streptolirion* (*Commelinaceae*) (398).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 401

Lyubarsky E. L., Nikitin I. Yu. On the development of phytofilter for the oil-chemical industrial complex zone. (401). — **Kamelin R. V., Kurbanov J.** Rare and endangered plants of north-western Kopetdagh (Kjurendagh). (409). — **Rakhmanina A. T.** Changes in some indices of swamp plant water regime as affected by superoptimal doses of organic fertilizers. (418).

UNNIVERSARIES 427

Efimova V. A., Berzak I. A. In memorium Vladimir Fedorovich Razdorsky (1883—1955). (427).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 429

Vassilchenko I. T. *C. Ch. Mathon.* Phytogeographie appliquee a l'origine des plantes cultivees. 1981. (429). — **Mirkin B. M.** *J. W. Sillvertown.* Introduction to plant population ecology. 1982. (430). — **Andreevskaja N. P., Belorusowa J. M.** (*A review*). The Uribbian mammoth. 1982. (433).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 437

Seledetz V. P. In the Primorye Branch of the All-Union Botanical Society. (437).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Баранова М. В. Ультраструктура палинодермы и морфологические типы пыльцевых зерен рода *Lilium* (*Liliaceae*) 297

Кобак К. И., Кондрашева Н. Ю. Антропогенные воздействия на лесные экосистемы и роль этих воздействий в глобальном углеродном цикле 305

Кожевников Ю. П. О ландшафтно-экологическом подходе к сравнительному анализу флор (на примере двух конкретных флор Чукотки) 314

Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Онтоморфогенез, анатомия и природа листовидных органов *Asparagus sprengeri* (*Asparagaceae*) 322

Никольская Н. И. Закономерности в распределении растительности солончаков на территории степной и пустынной областей в пределах СССР 332

СООБЩЕНИЯ 341

Проскурин К. П. Четвертичные флоры Зауралья. (341). — **Гурьев Н. В.** Остатки двух видов рода *Lindera* (*Lauraceae*) из среднесарматских отложений близ г. Крымска (Северный Кавказ). (350). — **Погосян А. И.** Цитотаксономическое исследование *Allium derderianum* (*Alliaceae*). (356). — **Жукова П. Г., Петровский В. В.** Цитотаксономическое исследование видов рода *Papaver* (*Papaveraceae*) северо-востока Азии. (362). — **Батыгина Т. Б., Шамров И. И.** Сравнительная эмбриология порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales* и вопросы их систематики и филогении. (368). — **Сатарова Т. Н.** Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Streptopus amplexifolius* (*Asparagaceae*). (373). — **Жиляев Г. Г.** Ценопопуляции компонентов сообщества блока Ulmarietum centaureosum в Карпатах. (378). — **Нешатаев Ю. Н., Нешатаева В. Ю.** Закономерности размещения сообществ *Pinus pumila* (*Pinaceae*) в Кроноцком государственном заповеднике. (382).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 390

Цвелев Н. Н. Три новых вида рода *Eriocaulon* (*Eriocaulaceae*) с Дальнего Востока. (390). — **Юрцев Б. А.** Конспект системы и новые таксоны секции *Arctobia* рода *Oxytropis* (*Fabaceae*). (394).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 398

Пименов М. Г., Коркишко Р. И., Клюйков Е. В. Новый для флоры СССР род *Streptolirion* (*Commelinaceae*). (398).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 401

Любарский Е. Л., Никитин И. Ю. Об организации фитофильтра в зоне нефтехимического промышленного комплекса. (401). — **Камелин Р. В., Курбанов Дж.** Исчезающие и редкие растения северо-западного Копетдага (Кюрендага). (409). — **Рахманина А. Т.** Изменение отдельных показателей водного режима растений болот под воздействием супероптимальных доз органических удобрений. (418).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 427

Ефимова В. А., Барзак И. А. Памяти Владимира Федоровича Раздорского (1883—1955). (427).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 429

Васильченко И. Т. *К. Ш. Матон.* Фитогеография в приложении к происхождению культурных растений. 1981. (429). — **Миркин Б. М.** *Дж. В. Сильвертаун.* Введение в популяционную экологию растений. 1982. (430). — **Андреевская Н. П., Белорусова Ж. М.** (*Рецензия*) Юрибейский мамонт. 1982. (433).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 437

Селедец В. П. В Приморском отделении ВБО. (437).

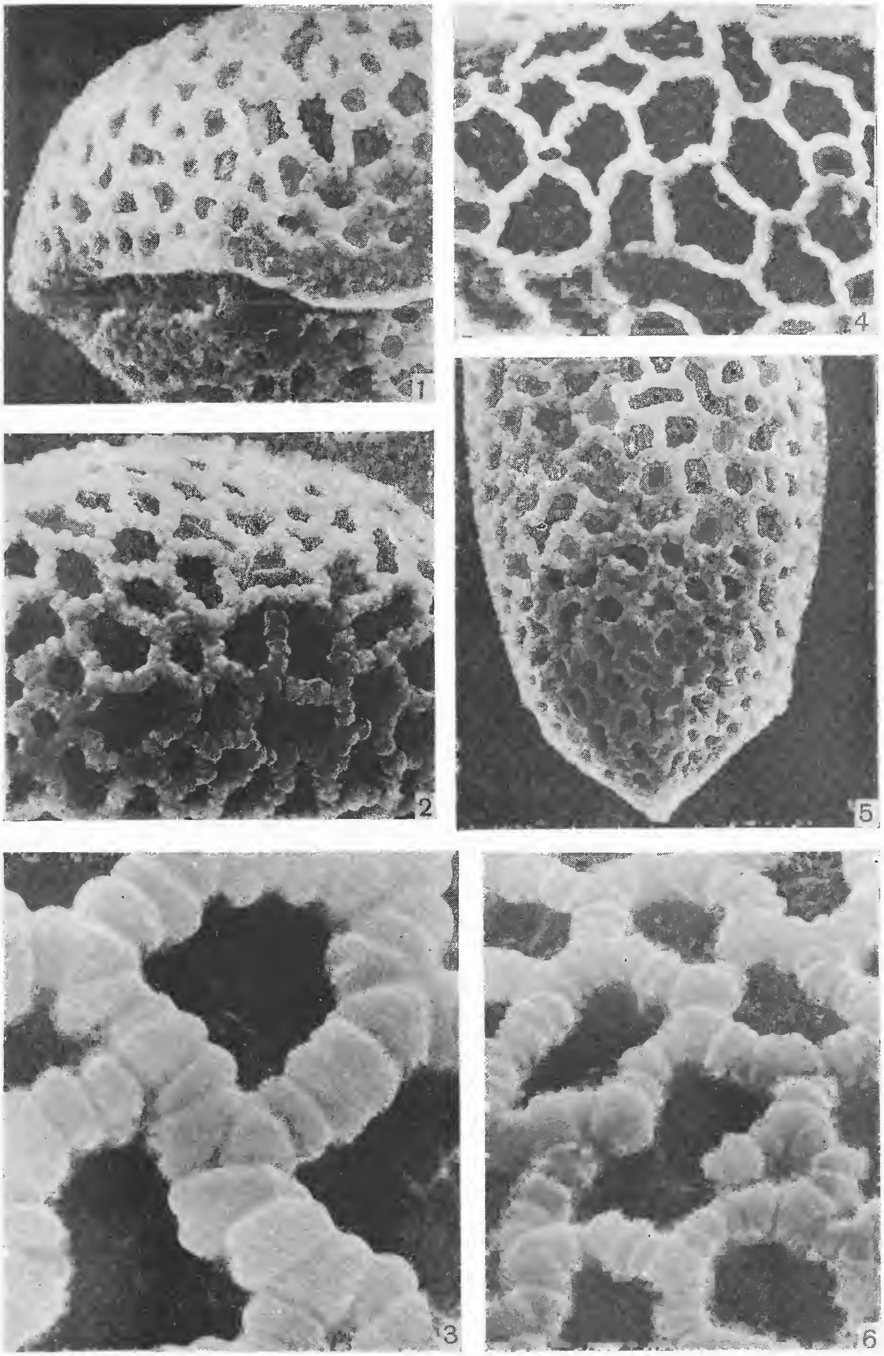


Табл. I. Сетчатая экзина пыльцевых зерен видов рода *Lilium* (I тип).

1, 2 — участок поверхности пыльцевого зерна *L. martagon* с дистальной (*1*) и проксимальной (*2*) сторон (×1300); *3* — ячеи сетки *L. hansonii* (×5400); *4, 5* — участок поверхности пыльцевого зерна *L. candidum* (*4*) и *L. henryi* (*5*) с проксимальной стороны (×1200); *6* — ячеи сетки *L. pumilum* (×5400).

К с. 298

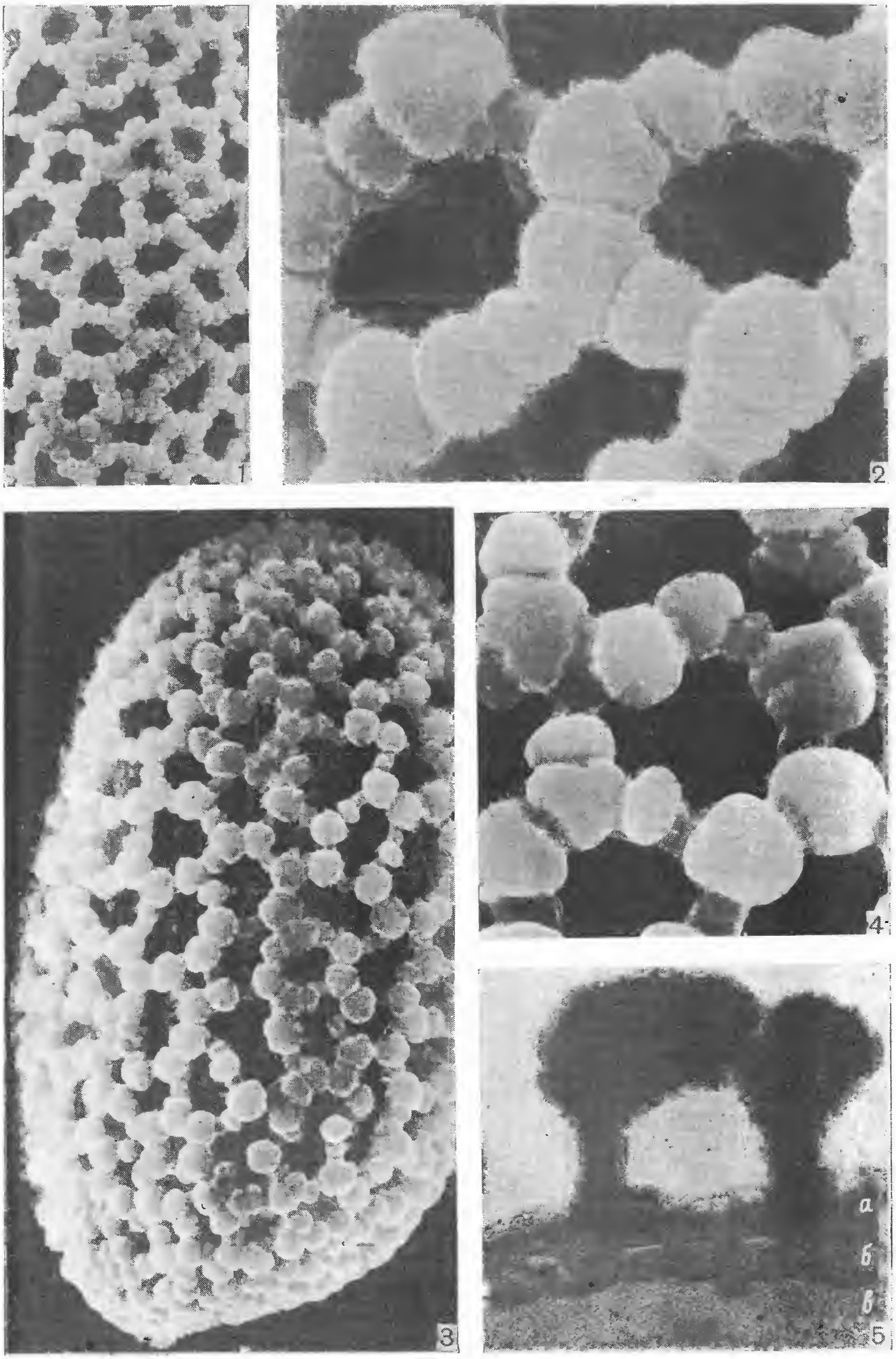


Табл. II. Сетчатая экзина пыльцевых зерен видов рода *Lilium*. (II и III типы).

1 — участок поверхности пыльцевого зерна *L. callosum* с проксимальной стороны (×1500); *2* — ячеи сетки *L. callosum* (×10 000, II тип); *3* — пыльцевое зерно *L. concolor* с проксимальной стороны (×1800); *4* — ячеи сетки *L. concolor* (×5400, III тип); *5* — ультраструктура оболочки пыльцевого зерна *L. pyrenaicum* (ТЭМ, ×7000) (видны головчатые столбики *а*, плотно примыкающие друг к другу — тип III; *б* — подстилающий слой; *в* — ламеллятная эндэкзина).

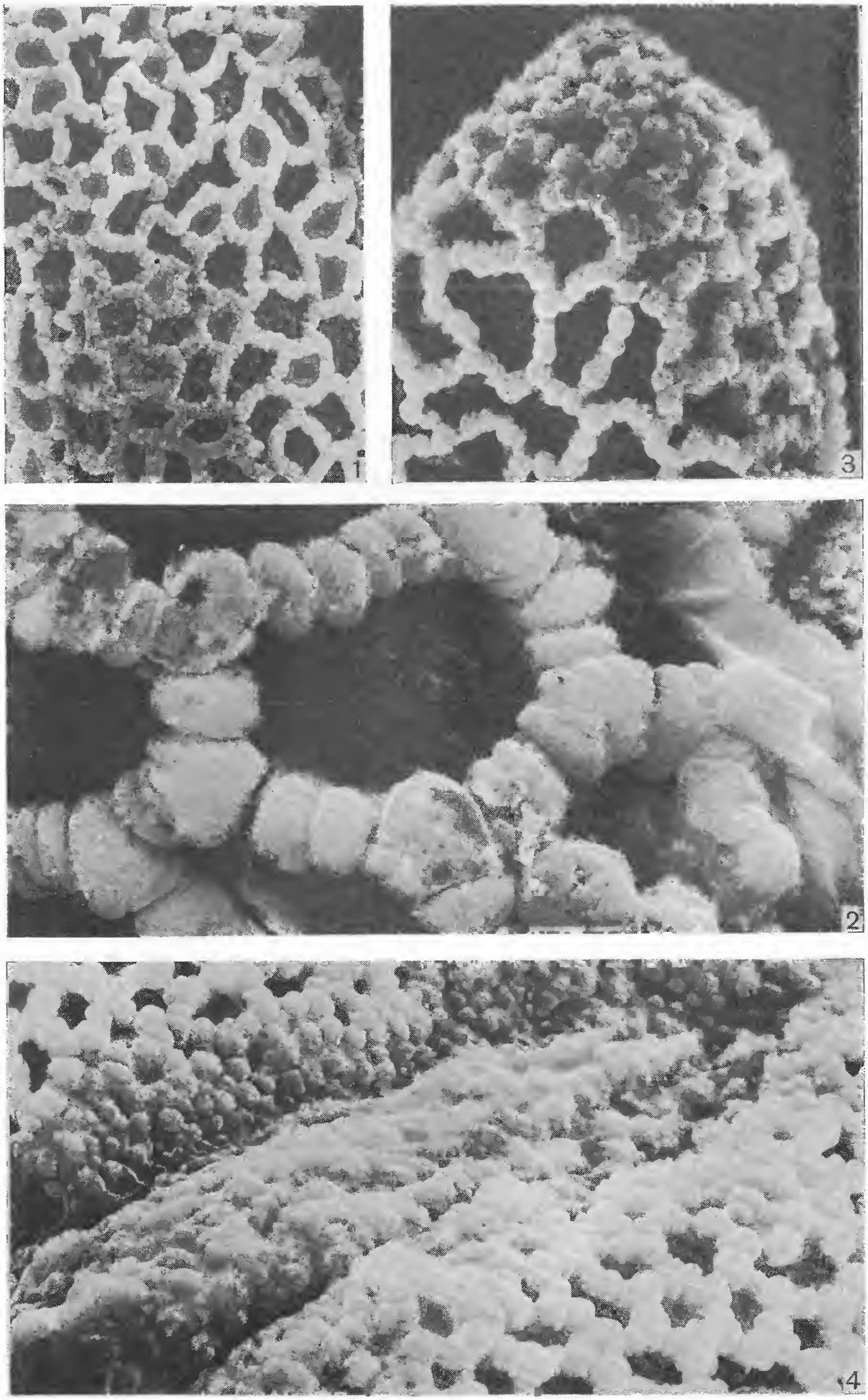


Табл. III. Сетчатая экзина пыльцевых зерен видов рода *Lilium* (I и II типы).

I тип: *1* — участок поверхности пыльцевого зерна *L. pensylvanicum* с проксимальной стороны (×1500); *2* — ячеи сетки *L. catesbaei* (×4800); II тип: *3* — участок поверхности пыльцевого зерна *L. regale* (×1300); *4* — участок борозды пыльцевого зерна *L. ledebourii* (×3000).

К с. 303

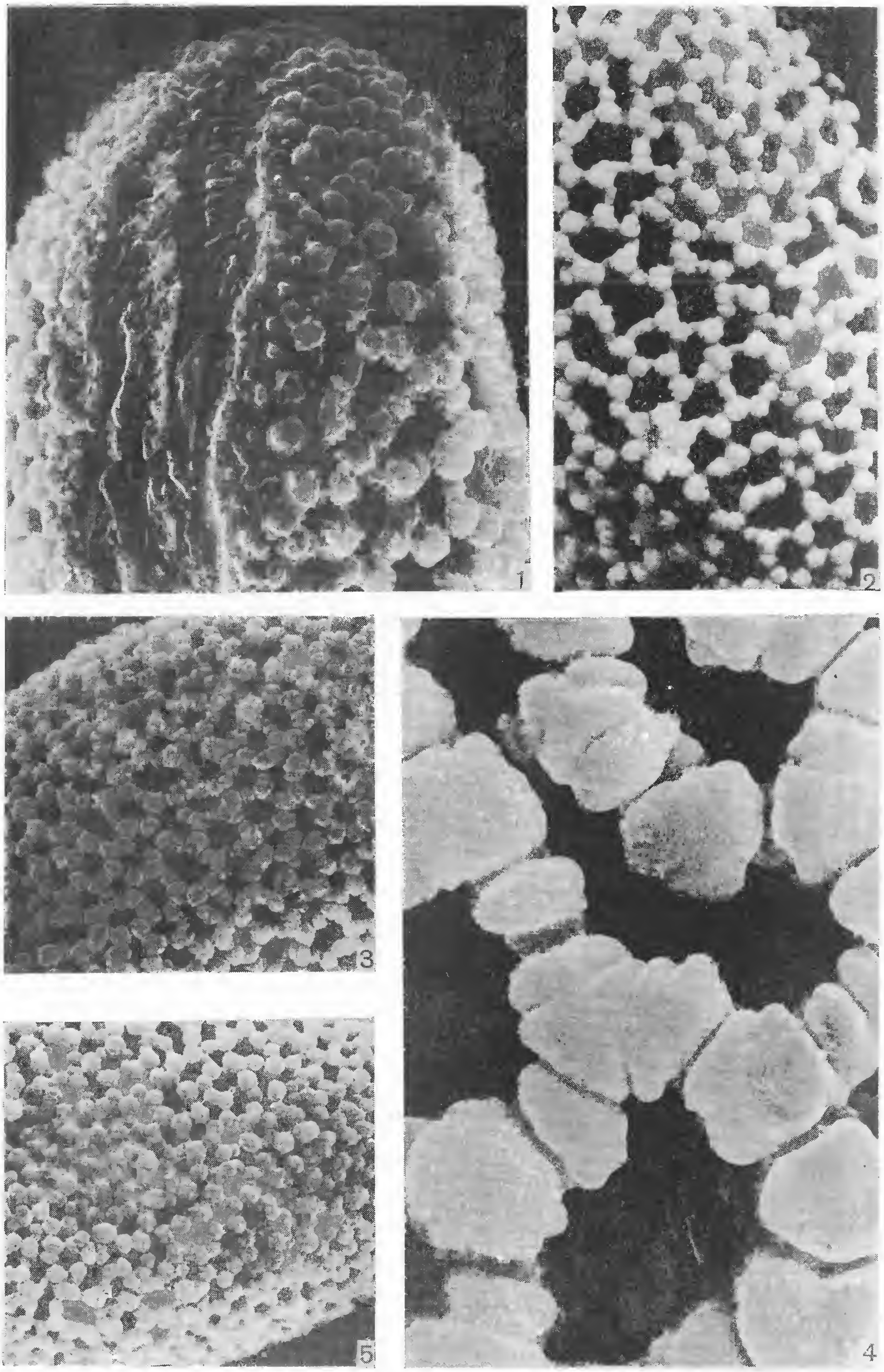
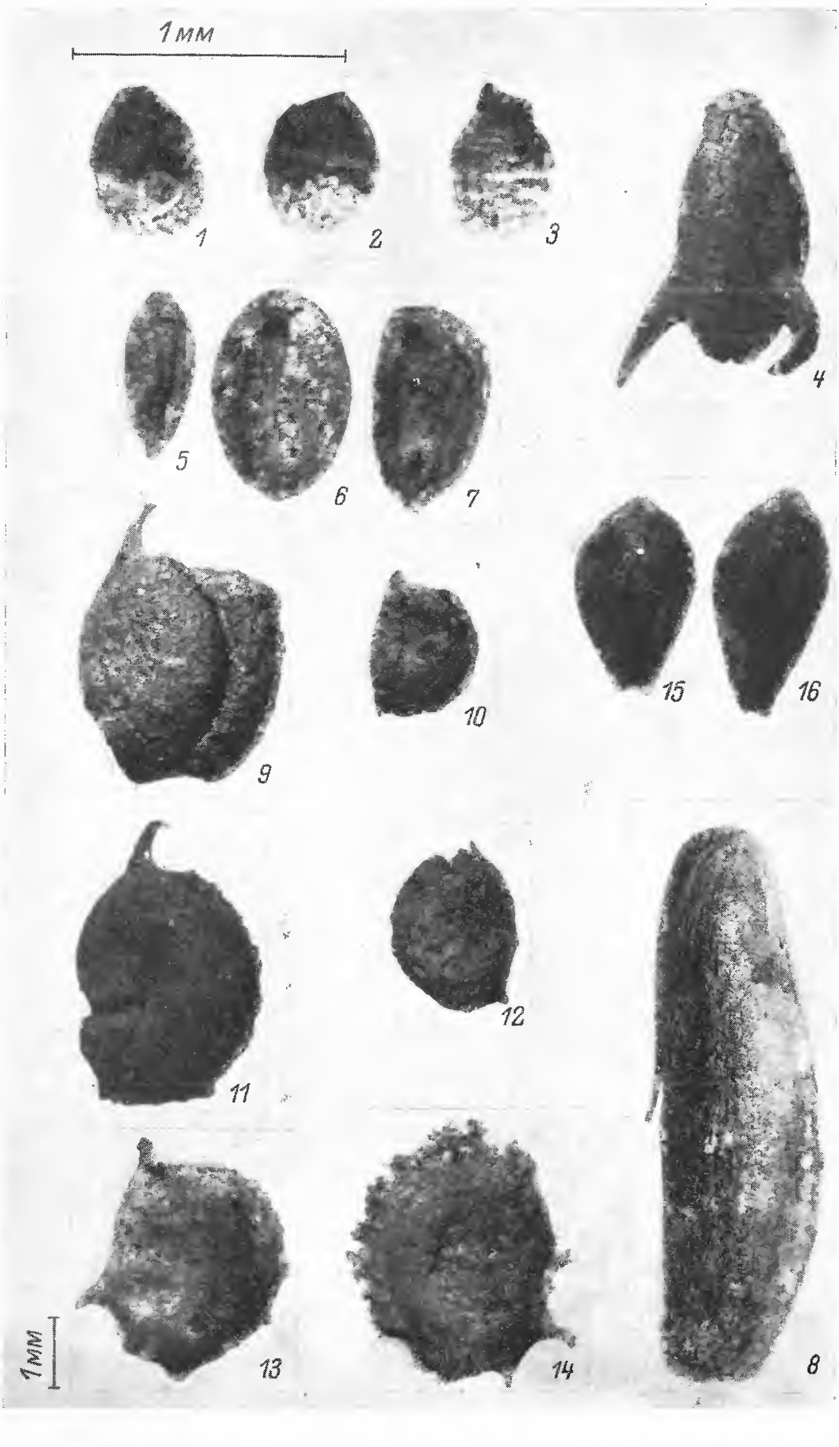


Табл. IV. Сетчатая экзина пыльцевых зерен видов рода *Lilium* (III тип).

1 — пыльцевое зерно *L. concolor* с дистальной стороны (×1800); *2* — участок поверхности пыльцевого зерна *L. szovitsianum* (×1300); *3* — участок поверхности пыльцевого зерна *L. pardalinum* (×1500); *4* — ячеи сетки *L. pardalinum* (×10 000); *5* — участок поверхности пыльцевого зерна *L. rubescens* (×1300).



1—3 — ***Azolla** interglacialis*, мегаспоры, Мальково; *4* — *Ceratophyllum komarovii*, плод, Мальково; *5—7* — ***Patrinia** sibirica*, плоды, Ивдель; *8* — *Stratiotes aloides*, семя, Ница; *9* — ***Potamogeton*** cf. *distinctus*, эндокарп, Мальково; *10* — ***P.*** cf. *friesii*, эндокарп, Мальково; *11* — ***P.*** *manschuriensis*, эндокарп, Мальково; *12* — ***P.*** cf. *rutilus*, эндокарп, Мальково; *13*, *14* — ***Potamogeton*** sp., эндокарпы, Мальково; *15*, *16* — *Scirpus* cf. *desoulavyi*, плоды, Таборы.

К ст. Н. В. Гурьева, с. 352

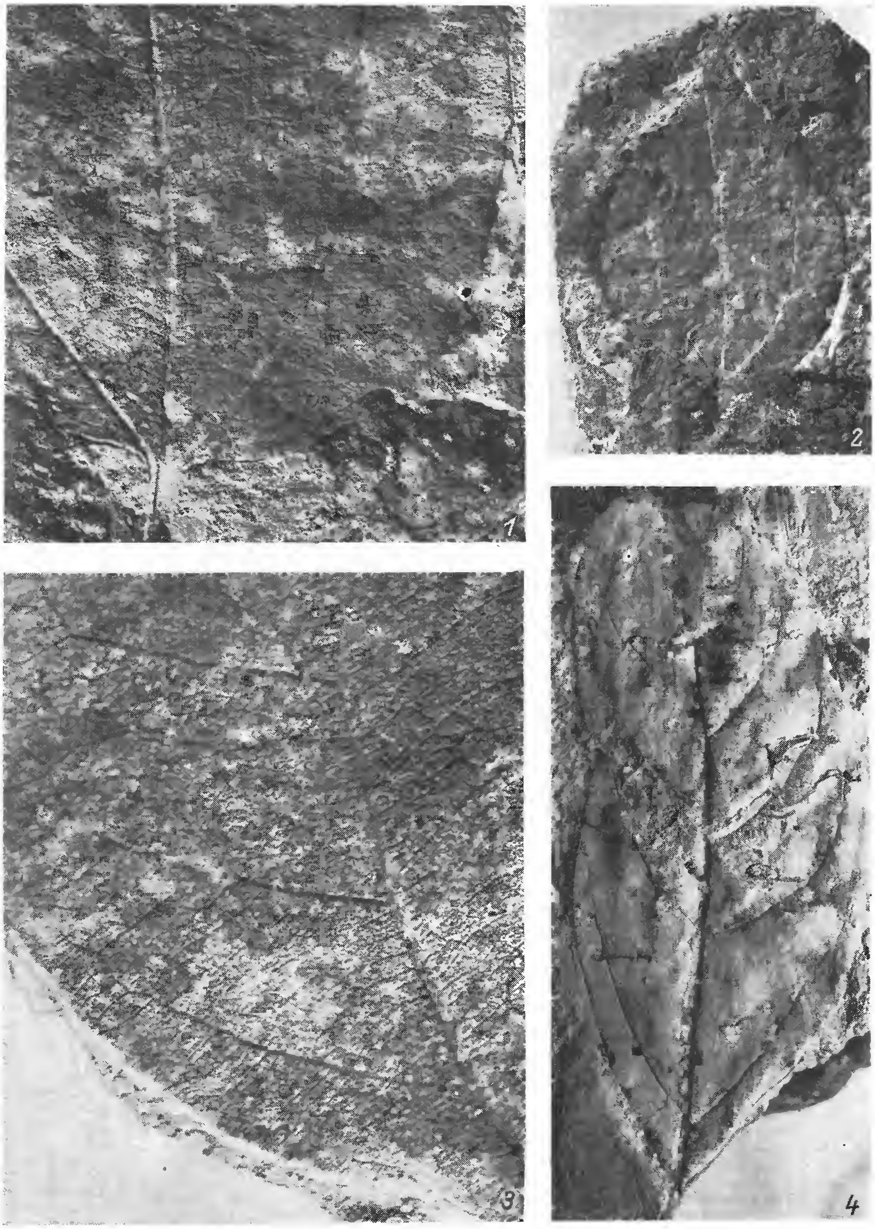


Табл. I. *Lindera zajtseviae* (*4*) и *L. ovata* (*1—3*).
1 — обр. 646, ×3; *2* — обр. 646; *3* — обр. 842, ×3; *4* — обр. 594.

К с. 352

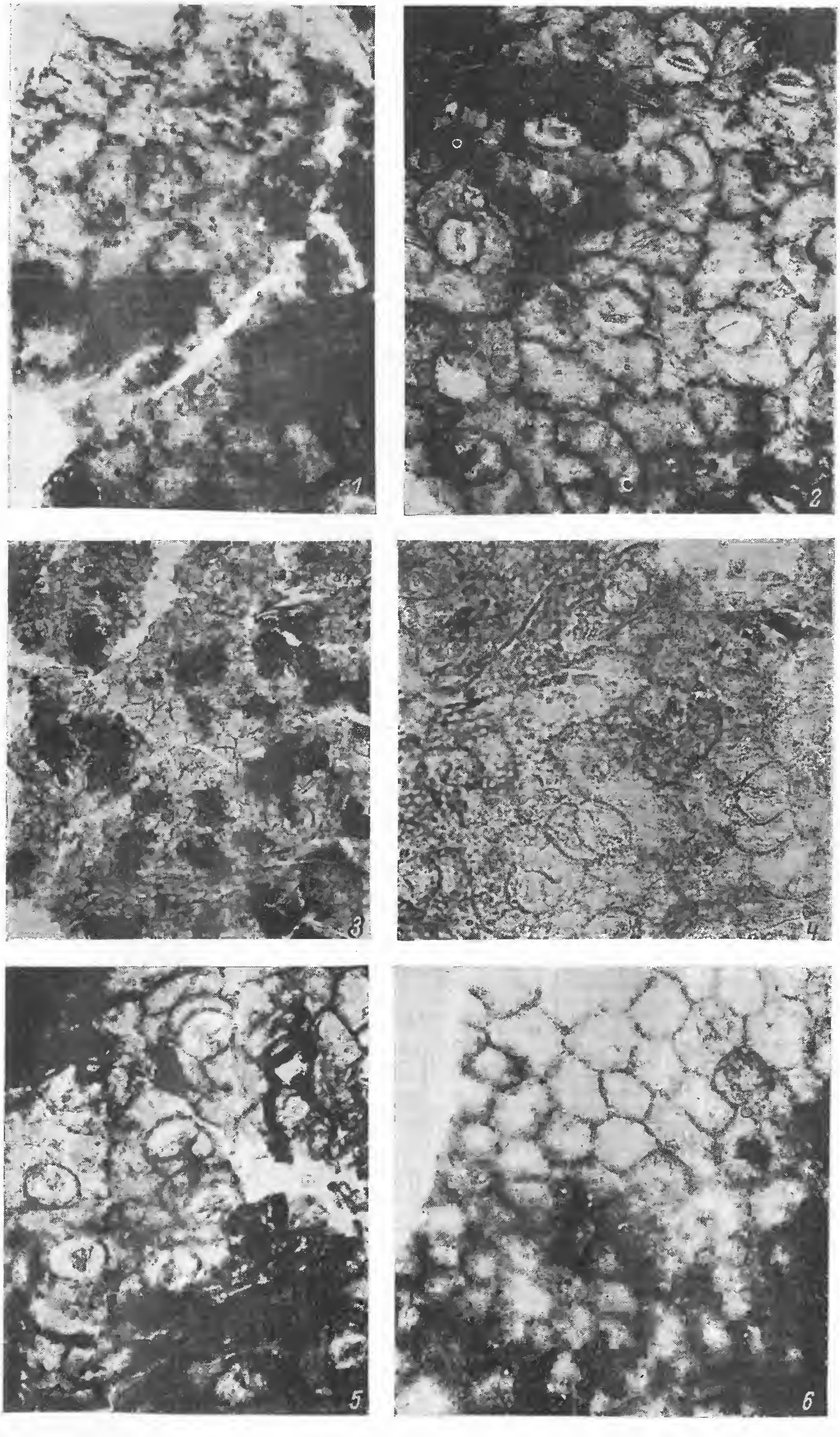


Табл. II. *Lindera zajtseviae.*

1, 2 — обр. 524; *3* — 594; *4* — 651; *5, 6* — 828. *1, 6* — кутикулы верхней стороны листа; *2—5* — нити. Увел. 420.

К с. 352

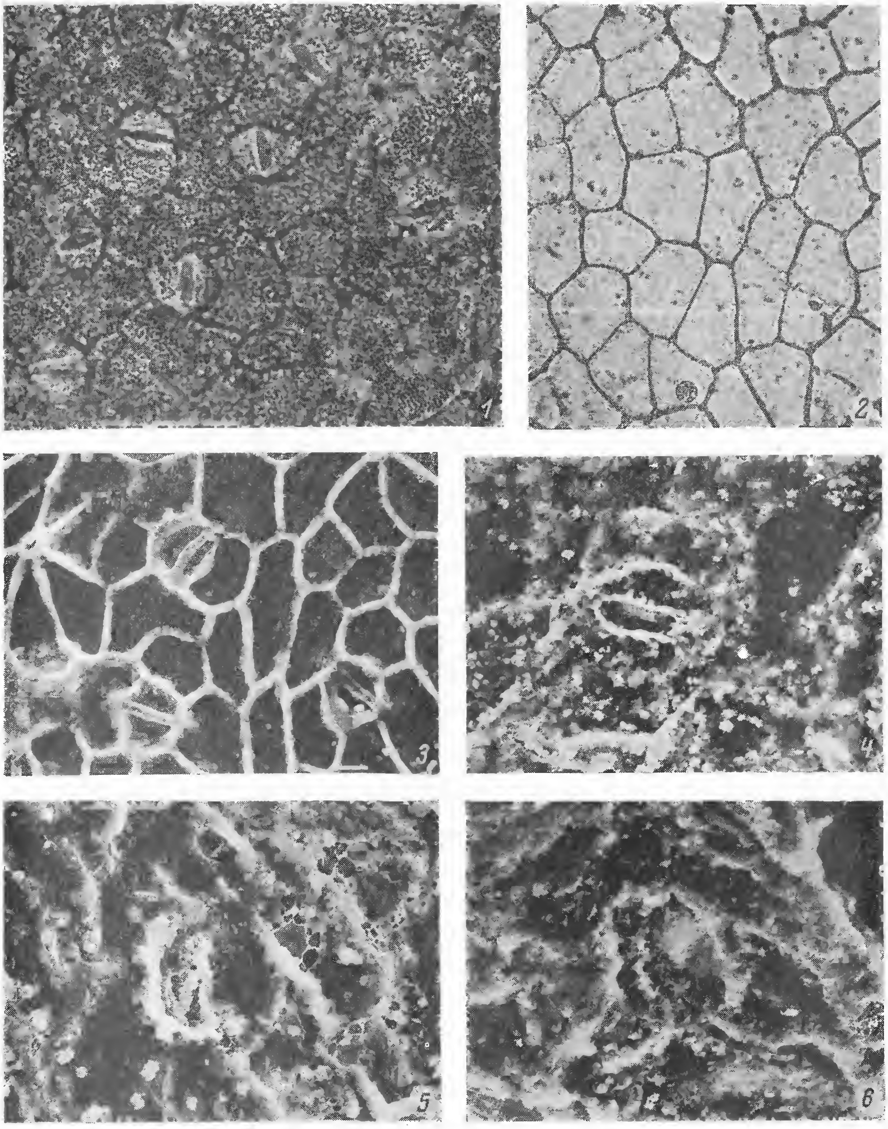


Табл. III. *Lindera subumbelliflora* (*1—3*) и *L. zajtseviae* (*4—6*).

1 — кутикула нижней стороны листа, ×420; *2* — кутикула верхней стороны листа, ×420; *3* — кутикула нижней стороны листа, ×500; *4* — обр. 524, устьице, ×900; *5* — обр. 524, устьице, ×1150; *6* — обр. 524, устьице, ×1150. *1—3* — обр. 0; *4—6* — обр. 524. Увел.: *1*, *2* — 420; *3* — 500; *4* — 900; *5*, *6* — 1150. *3—6* — JSM 35 C.

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

Международный союз лесных научных организаций (IUFRO) организует симпозиум «Взаимодействие соединений углерода, воды, минеральных питательных веществ в системе почва—растение—атмосфера», который состоится 6—11 X 1985 в Ноксвилле, штат Теннеси, США. Эта международная встреча ученых должна содействовать синтезу исследований физиологических процессов на уровне целого растения. Его четыре заседания будут посвящены рассмотрению взаимосвязей воды и питательных веществ; углеродных соединений и воды; углеродных соединений и питательных веществ; углеродных соединений, воды и питательных веществ в древесных и кустарниковых растениях лесов, садов и плантаций.

На симпозиуме будут также обсуждаться следующие темы: взаимосвязи содержания, потребления запасов углеродных соединений, воды и питательных веществ; суточные и годичные ритмы физиологических процессов; фотосинтез, транспорт, транспирация, поглощение питательных веществ и воды, утилизация питательных веществ; влияние почвы, воздушной среды и ризосферы на рост и развитие растений; физиологические характеристики, влияющие на конкуренцию между растениями за ресурсы окружающей среды; методы экспериментальных исследований и моделирования на уровне целого растения.

Доклады на перечисленные выше темы будут с удовольствием приняты Оргкомитетом. Авторы должны представить на рассмотрение Оргкомитета тезисы (4 экземпляра, объемом 200—300 слов) не позднее 15 V 1985. Пожалуйста, укажите Ваше имя и адрес.

Тезисы необходимо выслать по адресу: Dr. Luxmoore, Environmental Sciences Division, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, Tennessee, 37831 USA.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1985, т. 70, 3, 297—440